Б. Ф. Жуков

АТЛАС
пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев

(биология, экология и систематика)

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ ВНУТРЕННИХ ВОД ИМ. И. Д. ПАПАНИНА

Б. Ф. Жуков

АТЛАС
ПРЕСНОВОДНЫХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

(биология, экология, систематика)

г. Рыбинск

УДК 593.161.14

Russian Academy of Sciences
Institute of the Biology of Inland Waters

B. F. ZHUKOV

Atlas of freshwater heterotrophic flagellates

(biology, ecology, taxonomy)

Жуков Б. Ф. Атлас пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология, систематика). 1993 г. — 160 с.

Монография содержит полную сводку современных данных о биологии, включая питание и размножение, экологии и систематике пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев. В определитель жгутиконосцев включены 11 отрядов.

Книга предназначена для биологов широкого профиля, гидробиологов, протозоологов, альгологов.

Библиогр. 100 назв., Ил. 10, Табл. 14.

АТЛАС

пресноводных гетеротрофных жгутиконосцев (биология, экология и систематика)

Введение
I. Экологические группировки гетеротрофных флагеллат.
II. Эколого-физиологические особенности.
III. Биология (размножение, жизненные циклы, питание).
IV. Определители основных групп.
 4.1. Отряд Choanoflagellida
 4.2. Отряд Bicosoecida
 4.3. Отряд Kinetoplastida
 4.4. Отряд Cercomonadida
 4.5. Отряд Diplomonadida
 4.6. Отряд Thaumatomonadida
 4.7. Отряд Apusomonadida
 4.8. Отряд Spiromonadida
 4.9. Отряд Cryptomonadida
 4.10. Отряд Euglenida
 4.11. Отряд Chrysomonadida
 4.12. Роды и виды спорного или неопределенного систематического положения.
V. Некоторые особенности методики определения гетеротрофных жгутиконосцев.
Литература.

Памяти
Юрия Ивановича
Полянского

ВВЕДЕНИЕ

Одной из первых задач, встающей при изучении той или иной экосистемы, является выяснение ее структуры, в частности видовой структуры. Экологическая же структура отражает не только число тех или иных видов, но и видовое разнообразие, что проявляется в частности в форме отношений между видами и числом видов. Исследования гидробиологов последних лет позволили понять, что экосистемы устроены сложнее, чем ранее предполагали, обнаруживается значительное участие в жизни водоемов организмов, на которых прежде обращали недостаточное внимание. Речь идет о большой группе протистов, а именно о гетеротрофных флагеллатах. В группу гетеротрофных флагеллат входят мелкие (в среднем 3—15 мкм) жгутиковые формы, относящиеся по своему систематическому положению к различных таксонам протистов (простейшие и водоросли), но объединенные общим для всех гетеротрофным способом питания. В большинстве своем все они консументы («микроконсументы») первого порядка, основной нишей которых являются в первую очередь бактерии, отчасти водоросли, органический детрит и растворенное органическое вещество. Существуют среди них и активные хищники («микрохищники»), поедающие других жгутиконосцев. То есть в пресноводных экосистемах они играют сходную роль с инфузориями, коловратками, ракообразными, со всеми бактериофагами и детритофагами. Все выше сказанное заставляет современных гидробиологов уделять этим организмам более пристальное внимание, чтобы понять их роль в функционировании водных экосистем.

Для этого безусловно необходимо знать видовое разнообразие данных организмов и уметь их определять. В последние годы появился ряд отечественных определителей по отдельным группам гетеротрофных флагеллат (Гаевская, 1977; Жуков, 1971, 1978, 1984, 1985). Однако с момента выхода указанных работ были накоплены дополнительные данные, описаны не только новые для науки отдельные виды и роды, но основаны новые крупные таксоны на уровне отрядов. Пересмотрена, например, система отряда *Kinetoplastida* (Жуков, 1991) с выделением из этой группы новых таксонов на уровне отрядов (*Cereomonadida, Thaumatomonadida, Spiromonadida*). Полученные данные по ультратонкому строению отдельных видов, по биологии, в частности по жизненным циклам, позволили на наш взгляд улучшить существующие системы в первую очередь типичных зоофлагеллат и собрать существующие материалы по систематике гетеротрофных флагеллат в первый отечественный Атлас, включающий 11 отрядов. В настоящем Атласе основной акцент сделан на типичных зоофлагеллат (8 отрядов). В определители гетеротрофных водорослей (*Cryptomonadida, Chrysomonadida и Euglenida*) включены лишь наиболее обычные представители встречающиеся в водоемах Европейской части России.

I. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ФЛАГЕЛЛАТ

Гетеротрофные жгутиконосцы широко представлены во всех экологических группировках гидробионтов и встречаются практически во всех биотопах: в планктоне, бентосе, обрастаниях, нейстоне, в интерстициальных сообществах, значительная часть является эпибионтами. Следует однако отметить, что четкой границы между этими группировками не существует и одни и те же виды флагеллат могут одновременно существовать и в планктоне, и в бентосе, и, например, в обрастаниях. Это объясняется в первую очередь мелкими размерами этих организмов и эврибионтностью большинства из них. Все же целый ряд жгутиконосцев из-за особенностей своей биологии и образа жизни явно тяготеют к планктонному или бентосному образу жизни.

1.1. Жгутиконосцы планктона

Количество чисто планктонных видов вобщем незначительно. В первую очередь это колониальные и одиночные формы представители двух отрядов: *Choanoflagellida и Bicosoecida (рис. 1)*. Сюда можно отнести лентовидные колонии *Kentrosiga*, шаровидные — *Sphaeroeca*, ветвящиеся — *Stelexomonas*, таблитчатые или близкой формы колонии *Protospongia*, звездчатые — *Bicosoeca socialis*. Можно сказать, что среди воротничковых жгутиконосцев типичными планктонными организмами являются в основном колониальные формы. В отряде Bicosoecida наоборот, в планктоне довольно широко представлены одиночные формы в домиках *(B. planctonica, B. tubiformis)*. Способность находиться в толще воды определяется плотностью тела клеток и колоний близкой к плотности воды и одновременно постоянной работой жгутиков.

Наряду с выше указанными жгутиконосцами в планктоне широко представлены также представители всех других отрядов, в основном одиночные формы. В планктонных пробах довольно обычны представители бентоса и перифитона. Все бентосные и перифитонные формы тяготеют к субстрату, но из-за мелких размеров (3—10 мкм) им естественно достаточен и субстрат микроскопических размеров (детрит, скопления бактерий, водоросли, остатки других планктеров), находя-

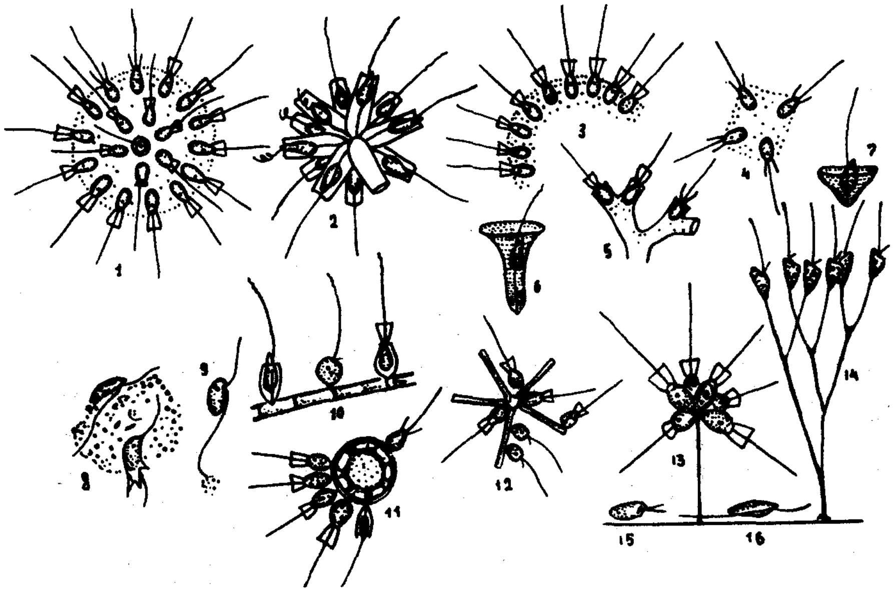


Рис. 1. Экологические группировки гетеротрофных флагеллат

1–7 – типичные планктеры; 1 – *Sphaeroeca volvox*; 2 – *Bicosoeca socialis*; 3 – *Kentrosiga thienemanni*; 4 – *Protospongia haeckeli*; 5 – *Stelexomonas dichotomata*; 6 – *Bicosoeca tubiformis*; 7 – *B. planctonica*; 8–12 – жгутиконосцы присутствующие в планктоне (прикрепленные эпибионты и ползающие формы); 8 – *Bodo* и *Cercomonas* на бактериальном детрите; 9 – *Pleuromonas*, прикрепившийся к группе бактерий; 10 – *Bicosoesa*, *Spumella* и *Salpingoca* на нити диатомовой водоросли *Melosira*; 11, 12 – воротничковые жгутиконосцы на клетках диатомовых водорослей *Stephanodiscus* и *Asterionella*; 13–16 – жгутиконосцы бентоса и перифитона; 13 – Codonosiga; 14 – Dendromonas; 15 – *Cyathomonas*; 16 – *Bodo*.

щийся в свою очередь во взвешенном состоянии в толще воды. Таким образом жгутиконосцы способные прикрепляться (т. е. бентосные и перифитонные) к субстрату или использовать его для передвижения и сбора пищи оказываются одновременно и планктонными организмами. К этой группе организмов относятся прикрепленные одиночные и колониальные виды воротничковых жгутиконосцев *(Monosiga, Salpingoeca)*, бикозоециды *(Bicosoeca lacustris)*, хризомонадида *(Spumella)*, ползающие и плавающие формы кинетопластид *(Bodo)*, церкомонадид *(Cercomonas)*, эвгленид и криптомонадид. Часть прикрепленных форм *(Spumella, Pleuromonas)* по сути полуприкрепленные организмы, способные самопроизвольно открепляться от субстрата, переходить в свободноплавающее состояние и вновь прикрепляться на новом субстрате. У форм постоянно прикрепленных одновременно в толще воды находятся свободноплавающие расселительные стадии, возникающие в результате деления (размножения) особей. Ползающие жгутиконосцы большей частью способны покидать субстрат и переплывать на новый. В планктоне же встречаются и активно плавающие хищные зоофлагеллаты *(Spiromonas, Phyllomitus)*. В принципе в планктоне не стра-

тифицированных водоемов можно обнаружить все экологические группировки зоофлагеллат.

Отдельно следует упомянуть о широко представленной в планктоне группе эпибионтных или симфорионтных (по Хаусман, 1988) флагеллат. Это касается в первую очередь жгутиконосцев, поселяющихся на планктонных водорослях *(рис. 1)*, причем явное предпочтение оказывается планктонным диатомовым водорослям (*Stephanodiscus, Melosira, Asterionella* и др.), хотя в принципе они способны поселяться на любых планктерах как животного, так и растительного происхождения. Исключение составляют нитчатые синезеленые водоросли.

В специфических условиях, при отсутствии кислорода, например, под сплавинами, в планктоне присутствуют и анаэробные жгутиконосцы из отряда *Diplomonadida.*

1.2. Жгутиконосцы бентоса

Бентосные группировки состоят так же из различных жгутиконосцев, относящихся к разных таксонам и частично встречающихся как в планктоне, так и в перифитоне. Все же здесь преобладают преимущественно ползающие формы, способные однако и активно плавать. Это в первую очередь, амебоподобные жгутиконосцы церкомонадиды, а также типичные бодониды, криптомонады, апузомонадиды, тауматомонадиды и эвглениды. В зависимости от субстрата развиваются в бентосе и прикрепленные виды (одиночные и колониальные) из отрядов *Choanoflagellida* и *Bicosoecida*. Эти виды способны заселять более или менее плотные субстраты, включая и поверхность других бентосных организмов, но с трудом способны поселяться на жидких илах, что не является препятствием в свою очередь для ползающих форм. В придонных же слоях, где отмечается дефицит кислорода на границе грунт — вода и в илистых отложениях присутствуют и анаэробные жгутиконосцы дипломонадиды. Здесь же встречаются и хищные жгутиконосцы. В бентосе также чаще встречаются гистофаги, выедающие содержимое осевших на дно трупов инфузорий, коловраток и ракообразных. Гистофагия, как дополнительный способ питания обычен для целого ряда жгутиконосцев способных переносить, хотя бы временно, дефицит кислорода. Сюда помимо типичных анаэробов (ряд представителей дипломонадида) относятся и часть бодонид, обычно питающихся бактериями и отчасти органическим детритом.

1.3. Жгутиконосцы перифитона (обрастатели)

В состав сообществ-обрастателей входят отчасти прикрепленные колониальные и одиночные организмы так сказать типичные обрастатели и жгутиконосцы, в первую очередь ползающие, составляющие постоянный компонент биоценоза обрастаний. К первым относятся в первую очередь представители воротничковых, бикозоецид и хризомонад, ко вторым — кинетопластиды, церкомонадиды, эвглениды и др.

В общих чертах биоценозы обрастаний включают в себя бентосные и эпибионтные формы, хотя ряд колониальных жгутиконосцев являются более типичными для обрастаний. В первую очередь здесь следует указать на крупные колониальные кустовидные формы из отряда *Chrysomonadida (Dendromonas* и др.). Значительное место (иногда исключительное) по численности и плотности заселения субстрата занимают колониальные прикрепленные формы воротничковых, в первую очередь *Codonosiga botrytis.*

В спокойных стоячих водоемах обильное развитие получают и сообщества жгутиконосцев нейстона, которые в основном также состоят из бентосных видов и обрастателей. Нужно вообще отметить, что на границе раздела фаз (жидкой и твердой, водной и воздушной) сообщества жгутиконосцев получают максимальное развитие.

II. ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЗООФЛАГЕЛЛАТ

Большинство гетеротрофных зоофлагеллат эврибионты, т. е. способны существовать и активно размножаться в широком диапазоне факторов среды. Стенобионтами в строгом смысле слова по сути являются лишь анаэробные жгутиконосцы из отряда *Diplomonadida.* Представители других отрядов встречаются во всех типах водоемов с достаточным содержанием органических веществ, где и достигают максимального развития. Естественно для отдельных видов существует свой оптимум, но многие жгутиконосцы способны жить при широких колебаниях факторов среды, таких как pH, соленость, температура и кислород. Встречаемость одних и тех же видов, в частности, бодонид и воротничковых, в пресных водоемах, солоноватых, в морях и даже в супергалинных озерах (Высоцкий, 1887; *Finley*, 1930; *Lackey*, 1936; *Ruinen*, 1938; Горячева, Жуков, 1976; Моисеев, 1983 и др.) позволяют говорить о морских и пресноводных видах-двойниках или об их экологических расах (Жуков, 1982).

В настоящее время, благодаря экспериментальным работам с культурами жгутиконосцев, проведенных в Институте биологии внутренних вод, более четко представляются эколого-физиологические характеристики целого ряда флагеллат в первую очередь кинетопластид и церкомонадид (Жуков, 1970; Горячева, 1978; Мыльников, 1983).

Отношение к температуре

В природе, например бодониды, обнаруживаются в активном состоянии при температуре 0 + 40°C. Оптимальной температурой для *Bodo saltans, B. caudatus* и *Pleuromonas jaculans* является t° 20—25°, хотя *B. caudatus* и *P. jaculans* могут размножаться и при t° +1—5°C. Следует однако отметить, что отношение к температуре может варьировать и в пределах рода. Для большинства кинетопластид, церкомонадид, хризомонадид, эвгленид оптимальные температуры, очевидно, лежат в близких пределах. В зимних подледных условиях они обычно не встречаются.

В то же время ряд воротничковых жгутиконосцев в первую оче-

редь колониальных, способны существовать и активно размножаться в зимних условиях. Результаты круглогодичных наблюдений на Рыбинском водохранилище показали, что в зимнее время подо льдом успешно развиваются *Sphaeroeca volvox, Kentrosiga thienemanni, Protospongia haeckeli* и *Stelexomonas dichotomata* (Жуков, 1981). Первые 3 вида также отмечаются и в летнем планктоне, но в меньших количествах, а *St. dichotomata*, очевидно, можно отнести к стенотермам, т. к. этот вид появляется поздней осенью при температуре воды ниже +10°С. Большинство жгутиконосцев реагируют на смену температурного режима изменением темпа деления. Благоприятные пищевые условия в свою очередь могут нивелировать действие пониженных температур.

Отношение к pH

В экспериментах с культурами кинетопластид (*B. saltans, P. jaculans)* выяснено, что данные жгутиконосцы способны развиваться в пределах значений pH от 4 до 10. Оптимальным pH можно считать 7—8. Наблюдения в природе подтверждают данные экспериментов. Так в ацидофильных озерах (Дарвинский заповедник) при значениях pH 3,5—4 достаточно успешно развиваются воротничковые (*Codonosiga botrytis, Salpingoeca*), кинетопластиды (*B. saltans, B. repens, B. minimus*), отдельные бикозоециды (*B. oculata*), хризофитовые (*Spumella*), отчасти эвгленовые (*Anisonema*). Вобщем виды, относящиеся к эврибионтам.

Отношение к солености и солевому составу

Выше отмечалось, что ряд видов гетеротрофных флагеллат, в частности, представители кинетопластид и воротничковых жгутиконосцев встречаются как в пресных и солоноватых, так и супергалинных водоемах. Можно сказать, что многие жгутиконосцы солеустойчивы. Экспериментальные данные (Горячева и др., 1978; Мыльников, 1983) это подтверждают. Приспособляемость к повышенной солености видоспецифична. Так, например, *B. caudatus* и *Rhynchomonas nasuta* хорошо развиваются на средах с соленостью до 15‰, а для *Cercomonas longicauda* и *C. crassicauda* соленость 5‰ уже критическая. С другой стороны такие виды как *B. caudatus* и *P. jaculans* способны выживать при солености соответственно 28 и 42‰.

Все изученные бодониды устойчивы и к изменениям качественного состава среды. Жгутиконосцы, выделенные в культуру из пресных вод, размножаются в первом пассаже на стерильной дистиллированной воде. Бодониды индиффентны к солям железа, их исключение из состава сред не влияет на жизнедеятельность жгутиконосцев (Жуков, 1975). Пресноводные жгутиконосцы способны развиваться на среде без солей магния. В условиях эксперимента у бодонид не снижается скорость размножения в воде без минерального азота. Повышение уровня нитратного азота в форме KNO_3 до 250 мг/л или аммонийного в форме NH_4SO_4 до 60 мг/л также не сказывается на скорости их размножения. В то же время дефицит минерального фосфора тормозит размножение бодонид, возможно, что это влияние косвенное и осуществляется через бактериальное звено.

Устойчивость ряда гетеротрофных жгутиконосцев и в первую очередь, бодонид и эвгленид к высоким концентрациям минеральных солей фосфора и азота отчасти объясняет и их способность к размножению в сильно загрязненных водах.

Известно также, что такие микроэлементы как $CoCl_2$, $CuSO_4$ и смесь микроэлементов, используемых при культивировании водорослей не оказывают существенного влияния на развитие гетеротрофных жгутиконосцев.

Известно отношение ряда жгутиконосцев, в первую очередь бодонид к токсическим веществам. Так *B. caudatus* способен размножаться при концентрации фенола 1000 мг/л (Камшилов и др. 1973; Горячева и др. 1978). Жгутиконосцы *B.saltans, B.caudatus, Pl.jaculans* интенсивно растут в культурах с содержанием перхлората аммония до 500 мг/л. Токсическое действие меди (сульфата меди) на бесцветных жгутиконосцев проявляется при концентрации выше 0,01 мг/л Cu^{++}. В массовых количествах бодониды способны развиваться также в очистных сооружениях, а также в почвах после обработки ее различными гербицидами.

Отношение к кислороду

О нетребовательности большинства гетеротрофных жгутиконосцев к содержанию кислорода говорит факт их размножения в сильно загрязненных водоемах, во вторичных отстойниках очистных сооружений, в зонах, содержащих сероводород (под сплавинами), в илах и т. п. Очевидно менее требовательны к содержанию бентосные и перифитонные жгутиконосцы, и наоборот, планктонные предпочитают условия с достаточным содержанием O_2. Резкой границы между ними однако нет.

Отдельно стоит упомянуть лишь об отряде *Diplomonadida*, все представители которого являются факультативными и облигатными анаэробами. Наличие кислорода для них служит лимитирующим фактором. Эти же жгутиконосцы поэтому успешно развиваются внутри трупов инфузорий, коловраток, ракообразных, выступая в роли гистофагов. Аэрирование проб, содержащих эти виды, приводит к гибели последних.

Широкое распространение гетеротрофных флагеллат в водоемах разной трофности позволяет использовать эти организмы в качестве видов — индикаторов сапробности (*Sladecek, 1973*).

III. ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ОСНОВНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ФЛАГЕЛЛАТ

3.1. Размножение

Для большинства зоофлагеллат характерно бесполое размножение путем продольного деления на две дочерние клетки, хотя в разных группах наблюдаются и некоторые особенности. Деление обычно происходит в активном состоянии у плавающих и ползающих форм. Так, например, кинетопластиды и церкомонадиды, после определенного периода роста и питания начинают удваивать жгутики, на апикальном конце тела появляется бороздка, которая расширяясь как бы расщепляет тело клетки на две дочерние особи. Дочерние клетки активно разделяются и приступают к питанию *(рис. 2)*. Размеры дочерних клеток сразу же после деления примерно в два раза меньше материнских. В культурах, содержащих достаточно пищи, процесс деления проходит довольно быстро. Деление отдельной клетки завершается через несколько минут (3—5 мин). В стадии экспоненциального роста культур *Bodo* и *Pleuromonas* время удвоения численности жгутиконосцев происходит за 3—4 часа. Следует отметить и отклонения от нормального хода деления, наблюдаемые у некоторых бодонид под влиянием некоторых физических факторов. Так при культивировании *Pleuromonas jaculans* на средах с повышенной соленостью (10‰) нарушение обычного хода деления проявляется в том, что одно незаконченное деление сопровождается последующим, в результате чего образуются псевдоколонии из 4—5 клеток *(рис. 2)*.

У воротничковых жгутиконосцев, одиночных и колониальных прикрепленных, у колониальных планктонных в размножении имеется ряд своеобразных особенностей. У одиночных прикрепленных форм *Monosiga ovata* (Жуков, Карпов, 1985), цитокинез также начинается с апикального конца клетки. Шейка клетки набухает и увеличивается в диаметре. Тентакулы воротничка раздвигаются в стороны, который, если смотреть на клетку сверху, из окружности вытягивается в эллипс. Рядом со жгутиком вырастет второй. Затем расстояние между

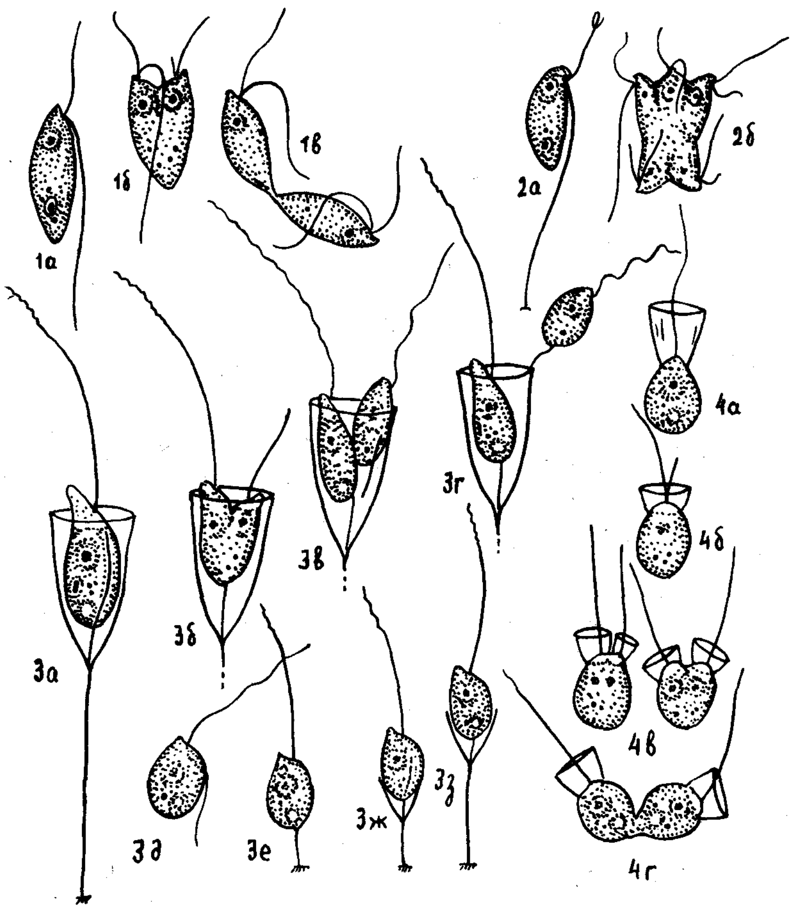


Рис. 2. Размножение гетеротрофных жгутиконосцев

1а—в — деление *Bodo*; 2а, б — *Pleuromonas*; б — незавершенное многократное деление; 3а—з — этапы деления *Bicosoeca*; 4а—г — этапы деления *Monosiga*.

жгутиками увеличивается, между ними возникает перегородка из новых тентакул и происходит обособление двух воротничков. Затем между ними образуется бороздка и клетки постепенно разделяются. Одна из дочерних клеток остается прикрепленной к субстрату, другая плавает некоторое время и затем прикрепляется к субстрату. Клетки *Monosiga* таким же путем могут делиться и в плавающем состоянии. Подобным образом делятся клетки и одиночных воротничковых в домиках *(Salpingoeca)*, но дочерняя клетка обычно уплывает недалеко, садится на субстрат и формирует новый домик. Таким образом образуются пятнистые скопления жгутиконосцев. Сходный процесс деле-

ния наблюдается и у одиночных бикозоецид. Характерной особенностью монозигид при делении можно считать уменьшение длины воротничка и жгутика, последний перед началом деления становится неподвижным.

Отдельно следует упомянуть о размножении колониальных форм воротничковых жгутиконосцев. В колониях, в особенности планктонных, наряду с обычным делением клеток имеется и второй способ размножения — деление колоний. Так сферические колонии *Sphaeroeca volovx* при достижении определенных размеров принимает форму эллипсоида, затем по малому экватору образуется перетяжка (углубление), которая, постепенно увеличиваясь, приводит к разделению колонии на два дочерних шаровидных образования. Одновременно у этих жгутиконосцев наблюдается выход из колонии отдельных клеток, которые в свободноплавающем состоянии начинают делиться обычным путем и формировать новые колонии. Лентовидные колонии *Kentrosiga* размножаются путем фрагментации на группы из нескольких особей. Не обнаружено какого-либо критического количества клеток, с которого начинается фрагментация колонии и, очевидно, этот процесс происходит под влиянием простого механического воздействия.

Редким способом размножения среди свободноживущих флагеллат можно считать размножение в цистах, отмеченное у хищных жгутиконосцев *Spiromonas*. В вегетативном состоянии спиромонасы обычно не размножаются. После определенного срока активного питания особь инцистируется и в цисте происходит деление клетки. Из цисты выходят 3—4 новых монады.

3.2. Жизненные циклы

Среди свободноживущих зоофлагеллат самым распространенным жизненным циклом следует считать постоянную смену агамных поколений с переходом время от времени в состояние цист *(рис. 3)*. Образование цист связано обычно с неблагоприятными изменениями условий среды. Цисты, возникающие при этом, так называемые цисты покоя, позволяют перенести неблагоприятные условия. Цисты у кинетопластид, церкомонадид, воротничковых и т. д. имеют обычно тонкую прозрачную оболочку. У гетеротрофных же хризомонад, цисты с более плотной оболочкой включающей кремнозем, и имеют оформленную пору для выхода жгутиконосцев, закрытую пробочкой.

Исследования, проведенные в последние годы, позволили выявить ряд жгутиконосцев, у которых жизненный цикл может быть значительно сложней. Это в первую очерель касается представителей двух отрядов: *Cercomonadida* и *Thaumatomonadida*.

У церкомонад при некоторых условиях (стареющая культура) в жизненном цикле появляется стадия плазмодия (Мыльников, 1986). Многоядерные плазмодии образуются в результате множественного деления ядер, а не слияния отдельных клеток *(рис. 3)*. Соответствен-

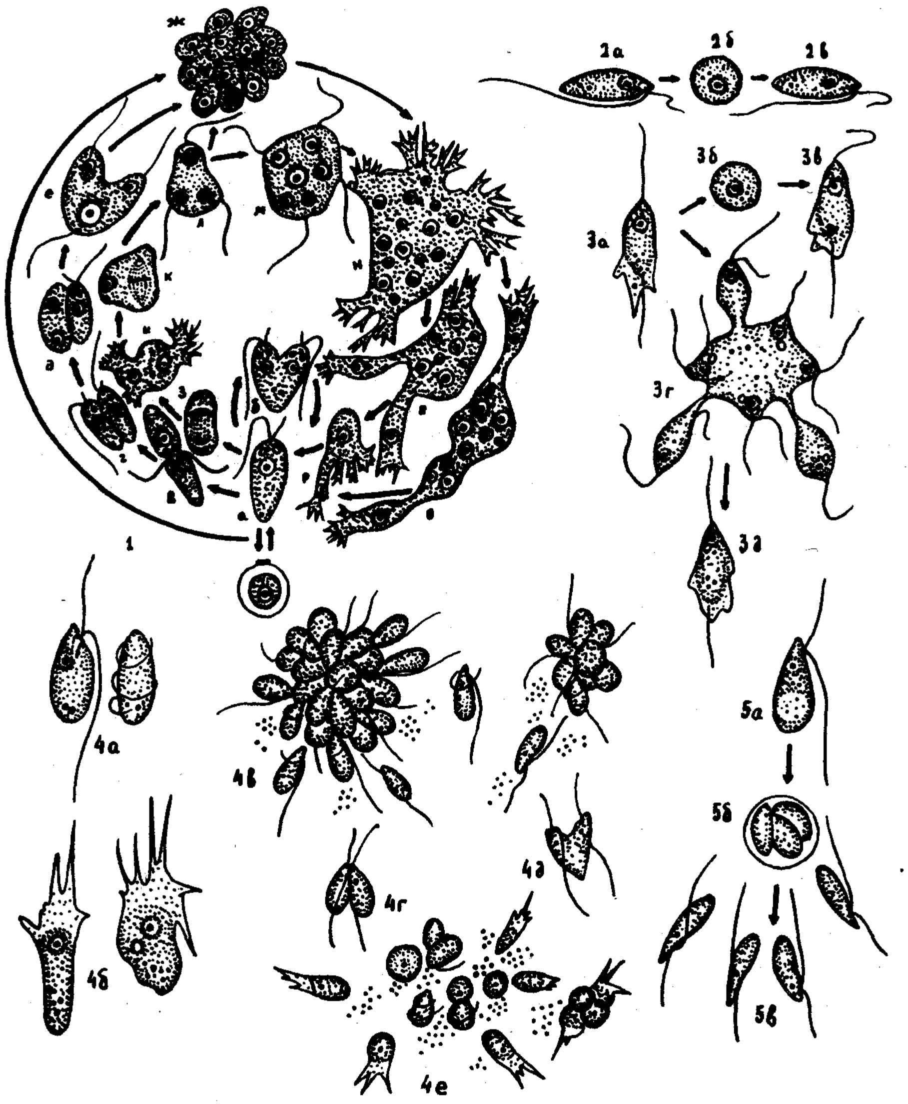


Рис 3. Жизненные циклы гетеротрофных флагеллат

1а—с — *Thaumatomonas lauterborni*: а — одноядерная подвижная особь; б — стадия продольного деления клетки; в—г — этапы слияния двух клеток; д — слияние отдельной клетки с мелким плазмодием; е — трехъядерный плазмодий (сомателла); ж — гроздевидный агрегат из одноядерных особей и небольших плазмодиев; з — деление ядра (митоз); и — питающаяся особь после митотического деления; к — митоз в мелком плазмодии; л—м — подвижные небольшие плазмодии (сомателлы); н — крупный плазмодий; о — линейная фрагментация плазмодия; п — фрагментация плазмодия путем почкования; р — одноядерная питающаяся особь; с — циста. 2а—б — *Bodo*, а—в — вегетативные особи; б — циста; 3а—д — *Cercomonas*, а, в, д — стадии активных ползающих жгутиконосцев, б — циста; г — плазмодий; 4а—е — *Phyllomitus*, а — жгутиконосец; б — амебоидная форма; д — деление особи; г — начальная стадия популяции; в — агтломерация жгутиконосцев; е — трансформация в амеб; 5а—е — *Spiromonas*, а — вегетативная стадия; б — циста с разделившейся клеткой; в — молодые особи.

но увеличится и число жгутиков. При фрагментации плазмодия образуются комплексы особей, соединенных цитоплазматическими мостиками.

Значительно более сложным оказался жизненный цикл у *Thaumatomonas lauterborni*, что наряду с особенностями строения клетки позволило выделить указанных жгутиконосцев в самостоятельный отряд (Ширкина, 1987). В своем развитии жгутиконосцы проходят ряд последовательных стадий: 1 — одноядерная двужгутиковая подвижная стадия, чередующаяся с малоподвижной стадией питания. Последняя характеризуется исчезновением жгутиков и появлением многочисленных разветвленных псевдоподий; 2 — стадия слияния отдельных клеток; 3 — стадия мелкого плазмодия; 4 — стадия агрегации подвижных клеток и мелких плазмодиев; 5 — стадия крупного синцитиального плазмодия; 6 — стадия фрагментации, ведущая к образованию одноядерных подвижных особей; 7 — стадия цисты *(рис. 3)*. Необходимо отметить, что многоядерность достигается двумя путями — путем слияния отдельных клеток с одной стороны и через многократное митотическое деление ядер, без последующего разделения клеток с другой стороны. Таким образом, в крупных плазмодиях оказывается множество ядер, отличающихся друг от друга по размеру и плоидности. Фрагментация плазмодиев обычно проходит полностью. В отдельных случаях после фрагментации остается небольшой многоядерный участок цитоплазмы, который может округляться, покрываться дополнительной оболочкой и переходить в цисту.

Своеобразным, хотя до конца и не прослеженным является жизненный цикл хищного жгутиконосца *Phyllomitus apiculatus* (Жуков, Мыльников, 1987). Детали жизненного цикла возможно наблюдать в культурах, содержащих в качестве пищи других жгутиконосцев *(Pleuromonas)*. При внесении *Ph. apiculatus* в культуру *Pleuromonas*, жгутиконосцы начинают активно размножаться путем обычного продольного деления и почти полностью выедают жертву. При достижении значительной плотности филломитусы образуют скопления, число их в таких скоплениях колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен. Создается впечатление, что жгутиконосцы стремятся «пробиться» к центру скопления. Образуется своего рода живой клубок, связанный с определенной точкой субстрата (дна чашки Петри). В это время одна часть особей начинает копулировать, другие — делиться, остальные теряют жгутики и трансформируются в амеб. На месте бывшего скопления обычно сохраняются остаточные тела — неподвижные протоплазматические образования шаровидной или неопределенной формы *(рис. 3)*. В последующем в культуре остаются особи только амебоидной стадии, медленно ползающие по субстрату и питающиеся бактериями. При долгом содержании такой культуры (без обновления культуральной среды) большинство амеб исчезает и остается лишь незначительное количество цист. Следует отметить, что

часть амебоидов может сливаться, образуя своего рода плазмодии. При пересеве культуры на стадии амебоидов на свежую среду, происходит быстрая трансформация амеб в активных жгутиконосцев-хищников.

3.3. Питание. (Способы питания)

У зоофлагеллат имеется несколько типов питания: сапрозойное, голозойное и миксотрофное или смешанное. Существует и небольшая группа хищных жгутиконосцев. Очевидно все же строгого разделения на сапрофитов и голозоев у них не существует. Большинство из них в той или иной степени обладают смешанным типом питания. К тому же, например, трудно провести границу между пиноцитозом и чисто осмотрофным способом питания. Следует однако подчеркнуть, что голозойный способ питания является наиболее распространенным среди гетеротрофных флагеллат, в особенности у свободноживущих. Для захвата и поглощения пищи существуют различные приспособления. У одних жгутиконосцев имеется оформленное ротовое отверстие (цитостом) и глотка, у других специально воспринимающие пищу участки клеточной поверхности или псевдоподии, как у амеб. Ряд жгутиконосцев для облегчения захвата пищи использует жгутики. Уникальным среди зоофлагеллат можно считать способ питания путем высасывания жертвы. В различных таксонах существуют специфические приспособления для захвата и поглощения пищи.

Питание воротничковых жгутиконосцев

У воротничковых жгутиконосцев в отличии от всех основных групп на апикальном конце клетки имеется воронковидное образование, состоящее из тентакул (воротничок). Воротничок также принимает участие в захвате пищи. Все жгутиконосцы данного отряда по сути седиментаторы. Биение жгутика вызывает вокруг тела клетки определенные токи жидкости *(рис. 4)*. Анализ биения жгутика у сидячей особи *Codonosiga* показал, что жгутик вибрирует в одной плоскости, волны пробегают от основания жгутика к его концу, образуя синусоиду с постепенно увеличивающейся амплитудой (*Sleigh*, 1964). Этот тип биения жгутика можно назвать пищевым. Процесс питания происходит следующим образом. Подгоняемые током воды пищевые частицы (бактерии) прилипают к наружной поверхности воротничка. В апикальной части клетки, в районе шейки, у основания воротничка образуется язычковая псевдоподия, которая вытягивается по направлению к воротничку. Между этой так называемой пищевой псевдоподией и наружной поверхностью клетки образуется своего рода пищевая чашечка. В нее с наружной части воротничка попадают пищевые частицы, и пищевая чашечка закрывается превращаясь в пищеварительную вакуоль. Псевдоподиальное образование втягивается внутрь клетки и пищеварительная вакуоль транспортируется в задние части

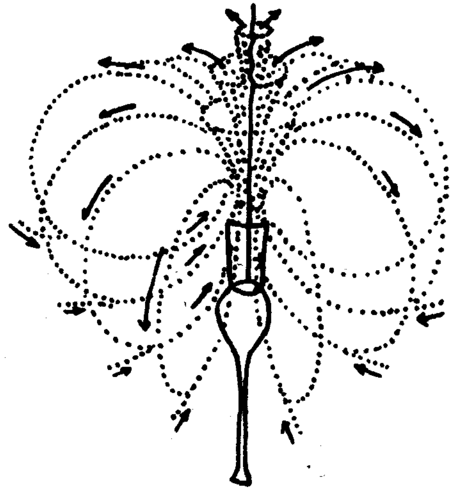


Рис 4. Схема токов жидкости, возникающей при пищевом биении жгутика *Codonosiga botrytis*

тела, где концентрируются все пищеварительные вакуоли и происходит переваривание пищи *(рис. 5)*. Обращает на себя внимание цикличность в питании некоторых монозигид, в частности *C. botrytis*, что отмечали и ранее ряд авторов (*Ellis*, 1930; Карпов, 1982). Сразу после процесса поглощения пищи на противоположной стороне клетки образуется новый псевдоподиальный вырост и таким же образом происходит захват очередной бактерии. После этого цикл повторяется вновь, без каких-либо перерывов. От появления пищевой псевдоподии до локализации пищеварительной вакуоли проходит 1—1,5 мин и этот «режим» постоянен в течение целого ряда циклов. Важно отметить, что замыкание пищевой чашечки в пищеварительную вакуоль не всегда предполагает наличие в ней пищевых частиц. Иногда образуются оптически пустые вакуоли. Все это говорит о том, что процесс питания у *Codonosiga* в высокой степени автоматичен. Здесь же небезынтересно отметить, что образование «пустых» вакуолей, содержащих естественно воду и растворенные в ней вещества, напоминает с одной стороны процессы пиноцитоза, а с другой элементы сапрофитного способа питания. Подобным же образом происходит питание и одиночных *Monosiga* и *Salpingoeca*. Электронномикроскопическое изучение строения клеток воротничковых также подтверждает процесс питания описанный выше. Удалось заметить и то, что в образовании пищеварительной вакуоли всегда принимают участие 2 или несколько тентакул воротничка, что вызывает слияние их цитоплазмы с помощью цитоплазматических мостиков (Жуков, Карпов, 1985).

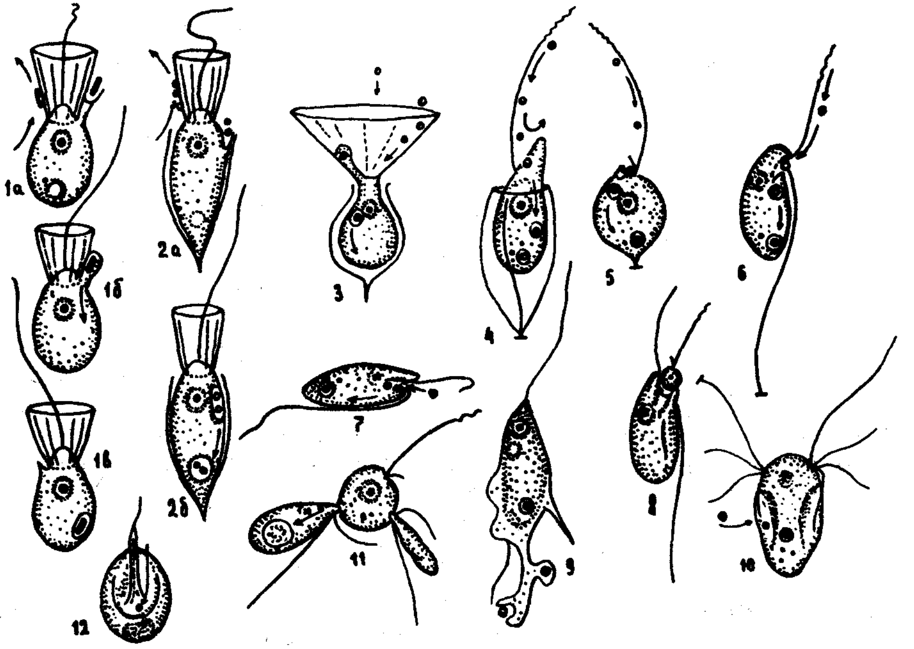


Рис. 5. Способы питания гетеротрофных флагеллат

1а—в — различные стадии питания *Monosiga*; 2аб — стадии питания *Sphaeroeca*; 3 — *Choanoeca*; 4 — *Bicosoeca*; 5 — *Spumella*; 6 — *Pleuromonas*; 7 — *Bodo saltans*; 8 — *B. edax* заглатывающий жгутиконосца; 9 — *Cercomonas*; 10 — *Diplomonadida*; 11 — *Spiromonas*, высасывающий жертву; 12 — *Apusomonas*.

Способы питания планктонных колониальных жгутиконосцев *(Sphaeroeca volvox, Kentrosiga thienemanni)* сходны с таковыми у Codonosiga, однако у них не отмечено цикличности в образовании пищевых псевдоподий. Имеются и еще некоторые особенности. Пищевая псевдоподия образуется на уровне середины тела, под оболочкой, покрывающей мембрану клетки. По мере ее продвижения к переднему концу оболочка клетки растягивается и в образовавшееся между оболочкой и поверхностной мембраной шейки клетки пространство (пищевую чашечку) втягиваются бактерии с нижней части воротничка. Пища охватывается псевдоподией, которая замыкается у основания воротничка в пищеварительную вакуоль, которая втягивается в тело жгутиконосца и по периферии клетки трансформируется в заднюю часть. При таком способе питания может захватываться по нескольку бактерий одновременно и поэтому образуются в основном крупные пищеварительные вакуоли. В отличии от *Monosiga* у *Sphaeroeca* отсутствует связь между пищевой вакуолью и тентакулами воротничка. Помимо этого основного способа питания у *Sphaeroeca* существует и дополнительный. Попавшие под оболочку клетки бактерии, могут впоследствии захватываться отдельными короткими псевдоподиями в любом участке тела. При этом образуются маленькие транспортирующие вакуоли, содержащие по одной пищевой частице, впоследствии они сливаются с крупными пищеварительными вакуолями.

Здесь, очевидно, необходимо указать и еще на один способ питания, обнаруженный у морского вида воротничковых жгутиконосцев *Choanoeca perplexa* (*Leadbeater*, 1977). Эти жгутиконосцы имеют жгутик только в расселительной стадии, у клеток, образующихся после деления. Во взрослой, трофической стадии, клетки лишены жгутика, но имеют хорошо развитый воротничок в виде широкой воронки. У данных организмов бактерии просто оседают на внутреннюю

поверхность воротничка и постепенно концентрируются в его основании. Периодически из апикальной части шейки клетки внутри воротничка образуются пищевые псевдоподии, которые вытягиваются вдоль внутренней поверхности тентакул, захватывают бактерий в пищевую чашечку, замыкаются в пищеварительную вакуоль и втягиваются внутрь тела *(рис. 5).*

Таким образом у воротничковых жгутиконосцев существует 3 основные способа питания. У безжгутиковых форм пищевые частицы захватываются с помощью коротких псевдоподий на внутренней поверхности воротничка (1), у имеющих жгутик в одном случае на наружной поверхности воротничка (2), в другом — на уровне шейки клетки (3). Второй способ характерен для одноклеточных видов *(Monosiga, Salpingoeca)*, а третий — для колониальных видов *(Codonosiga, Sphaeroeca, Kentrosiga).* Способ питания *Codonosiga* все же близок ко второму способу, но пищевая вакуоль не всегда связана с воротничком и анастомозы между его тентакулами не образуются. Особенность питания колониальных видов можно объяснить следующим образом. Наличие в колонии соседних клеток затрудняет попадание пищевых частиц на воротничок особи, эффективность питания каждой особи снижается. Поэтому у клеток колониальных видов, во-первых, увеличивается относительная длина жгутиков, что вызывает более мощные токи жидкости, во-вторых увеличивается количество бактерий, захватываемых за один прием.

Сходный способ питания существует также у бикозоецид, хризомонад и близких им жгутиконосцев. У всех у них отсутствует активный поиск пищи, а пищевые частицы (в основном бактерии) подгоняются токами воды, вызываемыми биением жгутиков.

У бикозоецида в апикальной части клетки постоянно образуется вырост, напоминающий широкую лобоподию («губа») *(рис. 5)*, служащую местом захвата пищи. Бактерии током воды подгоняются к «губе» и здесь захватываются небольшими псевдоподиями, втягиваются внутри клетки и в виде мелких пищеварительных вакуолей транспортируются в заднюю часть клетки. Клетка у бикозоецид сократима и при раздражении быстро округляется, так же быстро втягивается и «губа». У видов, имеющих домик с узким устьем, клетка обычно находится в домике, а наружу выступают лишь воспринимающая пищу губа и жгутик.

Похоже питаются и хризомонадовые жгутиконосцы (*Spumella* и др.), но в отличие от бикозоецид у них не образуется постоянной «губы», а в основании жгутиков имеется воспринимающий пищу участок. Подгоняемая током жидкости пища «ударяется» о поверхность клетки и захватывается небольшой псевдоподией, образующей также пищевую чашечку и замыкающейся в пищеварительную вакуоль, которая так же втягивается внутрь тела и транспортируется в базальную часть клетки *(рис. 5).*

Питание кинетопластид

В отличие от воротничковых жгутиконосцев, бикозоецид и хризомонад кинетопластиды и в частности бодониды — это ползающие или плавающие организмы и для них характерен поиск пищи. У типичных бодонид в апикальной части клетки имеется оформленное ротовое отверстие (цитостом), продолжающееся в глотку. Пищевые частицы «собираются» с субстрата и проталкиваются в глотку, где и формируется пищеварительная вакуоль, затем передвигающаяся в задний конец клетки *(рис. 5).*

Несколько отличается способ питания у представителей родов *Pleuromonas* и *Cephalothamnion.* Эти жгутиконосцы также имеют цитостом и глотку, но по своему образу жизни это полуприкрепленные *(Pleuromonas)* или прикрепленные формы. Для питания они также используют жгутики, биение которых вызывает ток воды по направлению к цитостому, куда пища можно сказать загоняется. То есть они по сути является седиментаторами, как например воротничковые жгутиконосцы.

Питание церкомонад

Церкомонады в основном ползающие организмы, плавают редко. Питание церкомонад осуществляется с помощью псевдоподии, т. е. как у амеб. Псевдоподии могут образовываться в любом участке тела, но чаще с боков и сзади. Таким образом эти жгутиконосцы ползая «собирают» бактерий и водорослей с поверхности субстрата *(рис. 5).*

Питание дипломонадид

Дипломонадиды также не имеют оформленного ротового отверстия и это в основном плавающие формы. По бокам тела эти жгутиконосцы имеют углубления, бороздки, где часто располагается одна из пар жгутиков. С помощью последних бактерии попадают в бороздки, на дне которых имеется воспринимающий пищевые частицы участок цитоплазмы. В этих бороздках бактерии обволакиваются цитоплазмой и погружаются внутрь клетки в виде пищеварительных вакуолей *(рис. 5).*

Своеобразное приспособление для питания существует у апузомонасов *(рис. 5).* Это ползающие жгутиконосцы. На вентральной стороне тела жгутиконосцев имеется канал, начинающийся в хоботке и переходящий в задней части в вентральный карман, выстланный унитарной мембраной. В вентральном же канале расположен задний жгутик. Бактерии с субстрата попадают сначала в вентральный желоб и затем при помощи жгутика и ундулирующих колебаний боковых складок желоба переходят в вентральный карман. На дне кармана образуются пищевые чашечки, в которые втягиваются пищевые частицы и замыкаются в пищеварительные вакуоли.

Питание спиромонасов

Совершенно своеобразным среди гетеротрофных жгутиконосцев представляется способ питания спиромонасов. Указанные жгутиконосцы активные хищники, но в отличии от обычных хищных жгутиконосцев *(Bodo edax)*, заглатывающих других мелких жгутиконосцев целиком через цитостом, они высасывают жертву. Нападают спиромонасы на гетеротрофных флагеллат из других таксонов и даже на инфузорий. В апикальной части рострума жгутиконосцев имеется приспособление (коноид с внутренним каналом) с помощью которого жгутиконосец внедряется в тело жертвы, содержимое которой «перекачивается» в тело спиромонаса, образуя в задней части одну большую пищеварительную вакуоль *(рис. 5)*.

Заканчивая обзор способов питания гетеротрофных флагеллат, необходимо также напомнить, что способы питания у жгутиконосцев со сложным жизненным циклом могут быть разными на той или иной жизненной стадии. Так, например, *Phyllomitus* в жгутиковой стадии — активный хищник, заглатывающий через оформленное ротовое отверстие мелких флагеллат целиком, а на стадии амебоида он питается бактериями с помощью псевдоподий, как обычные амебы.

IV. СИСТЕМАТИКА И ФИЛОГЕНИЯ ОСНОВНЫХ ГРУПП ГЕТЕРОТРОФНЫХ ФЛАГЕЛЛАТ. ОПРЕДЕЛИТЕЛИ

4.1. Отряд *Choanoflagellida*.

Особенности строения: Положение в системе жгутиконосцев. Система воротничковых жгутиконосцев. Определитель отряда *Choanoflagellida*.

Воротничковые жгутиконосцы образуют четко очерченную по своим морфологическим признакам группу, выделяемую большинством исследователей в отряд (*Kent* 1880—1882; *Hollande*, 1952; *Grassé et* al., 1961; *Honigberg et al.*, 1964; Полянский, Хейсин, 1964; *Kudo*, 1966; *Corliss*, 1967; *Grell*, 1973; Жуков, 1974б, 1981 а, б; *Levine et al.*, 1980; Карпов, 1991). Несмотря на многообразие форм воротничковых, одиночные и колониальные, в домиках и без домиков, сама клетка у всех устроена одинаково *(рис. 6)*. Тело клетки имеет грушевидную или овальную форму. Из апикальной части клетки отходит единственный жгутик, окруженный воротничком. Воротничок образован из тонких нитевидных образований (тентакул) обычно невидимых в световой микроскоп. У некоторых форм отмечено 2 воротничка — внутренний и наружный (*Ellis*, 1930; Жуков и др., 1978). Тентакулы воротничка довольно ригидная структура, заключающая в себе микрофиламенты. Между тентакулами воротничка образуется временная анастомоза. Тонкие псевдоподиальные выросты встречаются иногда и в других частях клетки, чаще всего на заднем ее конце. Эти нитевидные отростки могут быть временными образованиями Эти обра-

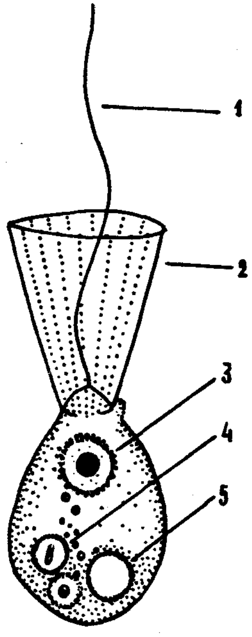


Рис. 6. Схема строения клетки Monosiga
1 — жгутик; 2 — воротничок; 3 — ядро; 4 — пищеварительная вакуоль; 5 — сократительная вакуоль.

зования служат для прикрепления клетки к субстрату и участвуют в образовании стебелька у прикрепленных форм, у лорикатных видов фиксируют клетку внутри домика.

Целый ряд жгутиконосцев, в частности сальпингоециды, имеют домики (теки). Домики пресноводных жгутиконосцев прозрачные, различной формы, со стебельком или без него. Если стебелек отсутствует, то домик крепится к субстрату с помощью тонких выростов. В световой микроскоп обычно видны лишь контуры домиков.

Среди представителей сем. *Monisigidae* наряду с одиночными видами встречаются и колониальные. Колонии могут быть прикрепленными и свободноплавающими. Среди них можно найти все основные типы колоний простейших: линейные — род *Desmarella*, плоскостные или табличные — род *Protospongia*, шаровидные — род *Sphaeroeca*, древовидные — род *Codonosiga*. Клетки в колониях часто связаны с помощью слизистого вещества и тонких протоплазматических мостиков (линейные колонии), у шаровидных колоний имеется центральное тело, на котором крепятся своими отростками клетки.

Светооптические данные об однообразном строении клетки воротничковых полностью подтверждаются электронно-микроскопическими исследованиями *(Laval, 1971; Leadbeater, Morton, 1974b; Hibberd, 1975; Leadbeater, 1977; Карпов, 1981а, 1982 а, в)*. Все воротничковые имеют пузырьковидное ядро с крупным ядрышком, расположенное в передней половине клетки. Между ядром и базальным комплексом жгутика расположена единственная диктиосома аппарата Гольджи. Митохондрии с пластинчатыми кристами. Жгутик один, кнутовидного типа. Цитоскелет образован радиальными лентами микротрубочек, отходящими от сателлитов жгутиковой кинетосомы. 1—2 сократительные вакуоли расположены в базальной части тела.

Поразительное однообразие ультраструктурной организации хоанофлагеллат бесспорно свидетельствует о их филогенетическом единстве.

Положение хоанофлагеллат в системе жгутиконосцев

Рассматривая этот вопрос, следует упомянуть, что все жгутиконосцы *(Mastigophora)* представлены окрашенными (автотрофными) и бесцветными (гетеротрофными) формами. Поскольку разделение на царства животных и растений обычно осуществляется на типах питания (Тахтаджян, 1973), то жгутиконосцев с хлоропластами относят к растениям, а бесцветных монад — к животным. В связи с таким пограничным положением мастигофор их изучают с одной стороны ботаники (альгологи), с другой — зоологи (протозоологи). В результате такого подхода до последнего времени в литературе не было сходных систем жгутиконосцев. Ботаники разделяют их на несколько классов (*Dodge*, 1973), типов или отделов («Жизнь растений», т. 3, 1973), часто не учитывая бесцветные формы. Протозоологи же обычно считают

мастигофор одним классом (*Honigberg et al.*, 1964) или подтипом *Mastigophora* (*Levine et al.*, 1980), который делят на отряды. Сложившаяся ситуация отразилась и на положении хоанофлагеллат в системе жгутиконосцев (*Hargraver,* 1976). Первоначально этих простейших считали зоологическими объектами и относили к классу *Zoomastigina* (*Lemmermann,* 1910; *Wenyon,* 1926). Однако в дальнейшем были описаны 2 вида окрашенных воротничковых жгутиконосцев — *Stylochromonas minuta* (*Lackey,* 1940) и *Microsportella fiordensis* (*Scagel, Stein,* 1961), что сразу же послужило основой для сближения хоанофлагеллат с хризофитовыми водорослями. По этой причине ботаники помещают воротничковых в один из порядков среди *Chrysophyceae* (*Skuja,* 1956; *Bourrelly,* 1957, 1968; *Fott,* 1959; *Norris,* 1965; *Starmach,* 1980), что на наш взгляд, не достаточно обосновано.

Если обратиться к «ботанической системе», то можно сказать, что включение хоанофлагеллат в царство растений вызвано следующими положениями: а) описано два вида с хлоропластами; б) среди хризофитовых водорослей выделяется сем. *Pedinellaceae Pascher*, представители которого обладают цитоплазматическими выростами (филоподиями) вокруг жгутика, напоминающими тентакулы воротничка. На этом основнии Буррелли (*Bourrelly,* 1951, 1957) предполагает филогенетическую связь воротничковых жгутиконосцев с пединелловыми водорослями, а Норрис (*Norris,* 1965) прямо помещает последних в порядок *Craspedomonadales* в отделе *Chrysophyta*. Делая следующий шаг в логических построениях, авторы предполагают, что воротничковые жгутиконосцы — это хризофитовые водоросли, вторично утратившие хлоропласты.

На наш взгляд, это утверждение ошибочно и сближать воротничковых жгутиконосцев с хризофитовыми нельзя. По крайней мере три четких признака отличают и разделяют эти три группы флагеллат: а) митохондрии хоанофлагеллат имеют пластинчатые кристы (у хризофитовых — трубчатые); б) у хоанофлагеллат неизвестны эндогенные кремневые цисты; в) филоподии хризофитовых не могут служить гомологами тентакул воротничка, так как имеют совсем другое ультратонкое строение.

Отказываясь от традиционного деления флагеллат на две условные группы фито- и зоомастигин, мы считаем группу *Choanoflagellida* уникальной, резко очерченной, что практически делает невозможным в настоящее время обнаружение ее связи с другими бесцветными и окрашенными группами жгутиконосцев.

Здесь следует сказать, что на основании сходства воротничковых с хоаноцитами губок (*James-Clark*, 1868; *Fjerdingstad et al.*, 1961a и др.) можно легко их связать филогенетически не только с губками, но и вообще с *Metazoa*, что и делают большинство зоологов на протяжении уже более 100 лет (*James Clark*, 1868; *Kent*, 1880—1882; Иванов, 1968, 1976; *Laval*, 1971; *Throndsen*, 1974; *Hibberd*, 1975 и др.). Вполне

возможно допустить мысль о том, что часть многоклеточных могла произойти от воротничковых жгутиконосцев, первично гетеротрофных. Но если говорить о губках, то необходимо помнить, что они оказались слепой ветвью в эволюции.

Воротничок широко распространен у специализированных клеток многоклеточных животных (*Wilson*, 1969; *Brill*, 1974; *Lyons*, 1978; Догель, 1975; Заварзин, 1976) и возникал в различных тканях очевидно конвергентным путем, что нельзя сказать о простейших. Для утверждения же родства всех жгутиковых с воротничком на переднем конце требуются дополнительные ультраструктурные исследования объектов и их сравнение на уровне общей морфологии клетки.

Система воротничковых жгутиконосцев. Пути формирования основных групп пресноводных хоанофлагеллат в процессе эволюции.

Филогенетические взаимоотношения в отряде *Choanoflagellida* следует рассматривать исходя из факта, что клетки всех воротничковых жгутиконосцев имеют одинаковое строение. Следовательно, формы с наиболее примитивной организацией, имеющие все основные черты отряда, должны стоять ближе других к предковой форме. Такой наиболее простой и, очевидно, самой древней группой можно считать род *Monosiga* (*Bourrelly*, 1957; Жуков, 1987б; Карпов, 1982б). От этого рода прослеживается два основных направления в развитии *Choanoflagellida:* 1) образование свободноплавающих и прикрепленных колоний без домиков (сем. *Monosigidae*); 2) образование форм, живущих в домиках (сем. *Salpingoecidae*). *(рис. 7).*

Один из путей образования плавающих колоний мог выглядеть следующим образом. Псевдоколонии Monosiga ovata (их образование наблюдается в культурах) можно считать первой ступенью в переходе одноклеточных монозидид к колониальному состоянию. Следующее звено в этой цепи представляют простые колонии линейного типа у представителей рода *Desmarella*. У *D.moniliformis*, например, колонии как правило короткие (4—8 клеток), клетки не имеют постоянных выростов на заднем конце и не соединяются друг с другом латеральными цитоплазматическими мостиками (Жуков и др., 1978), их объединяет только слизь. Усложнение подобных колоний с образованием цитоплазматических мостиков между клетками наблюдается у *Kentrosiga*. Близким родом к *Kentrosiga* можно считать род *Protospongia*, представители которого также на основе слизи образуют колонии, но не линейного, а табличного типа. Клетки *Protospongia* как и *Kentrosiga* имеют тонкие нитевидные выросты в основании.

Особняком от других плавающих колоний стоит род *Sphaeroeca*. У особей *S.volvox* всего 1 задний отросток, но более мощный, чем нитевидные выросты у *Kentrosiga* и *Protospongia*. Кроме того у *S.volvox* имеется морфологическая связь всех особей с центром колонии. Можно предположить, что сфероэка имела предков в виде одиночных кле-

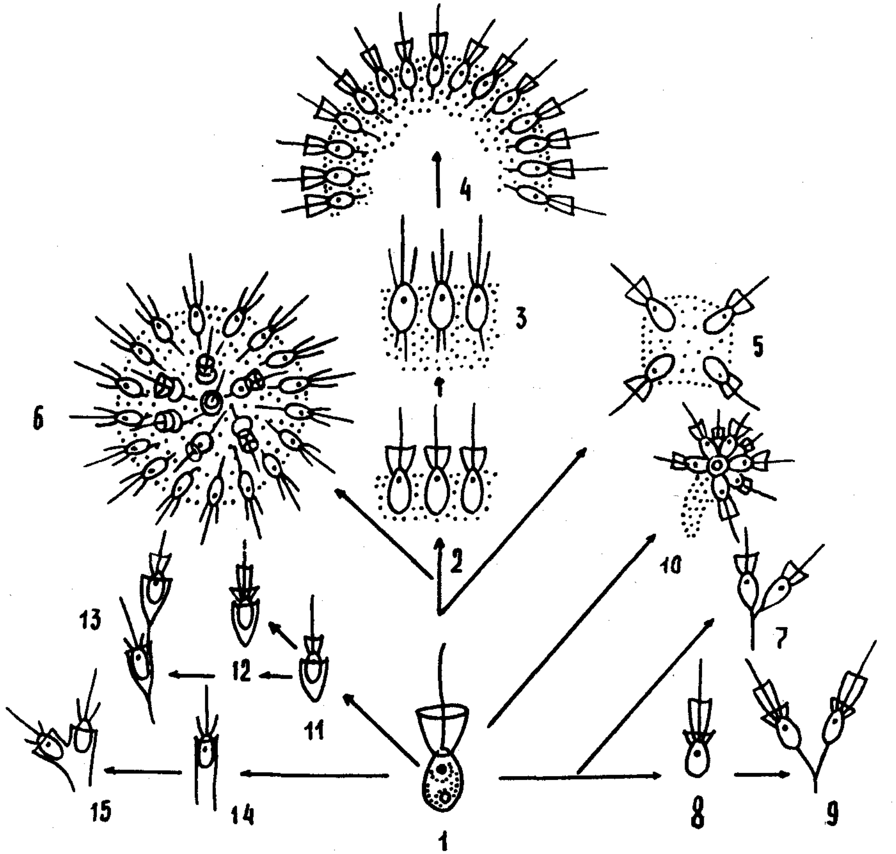


Рис. 7. Система отряда Choanoflagellida.

1 – *Monosiga*; 2 – *Desmarella*; 3, 4 – *Kentrosiga*; 5 – *Protospongia*; 6 – *Sphaeroeca*; 7 – *Codonosiga*; 8 – *Diplosiga*; 9 – *Codonosigopsis*; 10 – *Sphaerodendron*; 11 – *Salpingoeca*; 12 – *Diplosigopsis*; 13 – *Polyoeca*; 14 – *Aulomonas*; 15 – *Stelexomonas*.

ток типа *Monosiga*, но с отростком на заднем конце тела, служащим, вначале для прикрепления клетки к субстрату. При переходе к плавающему состоянию и сохранении отростка, клетки в результате деления окончательно не расходятся. Рост числа зооидов приводит к образованию колонии близкой по форме к шару.

Что касается происхождения прикрепленных колоний, то в этом отношении наиболее интересен вид *Codonosiga gracilis*. Его способ питания, отношение длины жгутика к длине тела, количество микротрубочек в корешковой системе жгутика свидетельствует о том, что этот вид можно считать переходной формой между колониальными и одиночными формами. Этот вид не способен образовывать коло-

нии, хотя близкий вид *C. botrytis* постоянно образует колонии из 2—12 клеток.

К настоящему времени известен еще один род прикрепленных студнеобразных колоний *Sphaerodendron*. Колония сферодендрона состоит из толстой слизистой ножки с расширенной верхней частью с сидящими на ней десятками воротничковых клеток. Зооиды, плотно примыкая друг к другу, образуют неправильный шар.

Второе направление развития включает большую группу организмов, имеющих домики *(Salpingoecidae)*. Здесь нужно отметить два довольно сильно отличающихся типа домиков: трубчатые и бокаловидные. К первому типу, мы назвали его *Siphosalpingoecidae* (Жуков, 1978 б), относятся 2 рода — *Aulomonas* и *Stelexomonas*. Первый имеет простой трубчатый домик, в котором находится всего одна клетка, второй образует кустовидные колонии с дихотомическим ветвлением трубчатого домика. Второй тип значительно разнообразнее. Это собственно *Salpingoecidae*. Виды рода *Salpingoeca* и близких ему имеют домик с одним отверстием (устьем) и отличаются друг от друга формой домика и размерами.

Необходимо отметить еще одну группу воротничковых, хотя о ее реальности существуют определенные сомнения. Это жгутиконосцы, имеющие 2 воротничка — наружный и внутренний. Одни авторы (*Bourrelly*, 1957) выделяют эти организмы в отдельное семейство *Diplosigaceae Bourrelly*, другие (*Saedeleer*, 1927) отрицают ее существование, полагая, что второй, наружный воротничок — это временное протоплазматическое образование. С достоверностью мы лишь один раз наблюдали *Diplosiga socialis Frenzel* в большом количестве и с четко видимыми двумя воротничками, поэтому считаем возможным сохранить эти организмы в системе *Choanoflagellida*, но не выделять их в отдельное семейство. Они должны быть распределены между семействами *Monosigidae* и *Salpingoecidae*, т. к. одни из них имеют домики, а другие нет. Тогда в системе хоанофлагеллат положение этих организмов представляется следующим образом: от предковой формы *Monosiga* сформировались одиночные клетки *Diplosiga*, которые затем дали прикрепленные колонии *Codonosigopsis*. Оба последних рода можно выделить в подсемейство. От *Salpingoeca* шло развитие *Diplosigopsis* (жгутиконосцы в домиках, но с двумя воротничками). Как и в предыдущем случае, эту группу можно выделить в подсемейство

Обращаясь к представленной схеме (см. *рис. 7*) можно отметить следующие интересные особенности. Наибольшее разнообразие форм наблюдается у колоний, формирующихся на основе выделяемой клетками слизи. Здесь в настоящее время насчитывается 6 родов. Среди тех же Monosiginae имеется лишь всего 2 рода колониальных жгутиконосцев *(Codonosiga и Astrosiga)*, особи которых объединяются не слизью, а общими стебельками.

У форм с домиками *(Salpingoecidae)* колониальные формы наоборот представлены слабо. В подсемействе *Salpingoecinae* имеется лишь один род *(Polyoeca)*, который образует ветвящиеся колонии такого же типа, как Dinobrion. В подсемейство Siphosalpingoecinae входит также лишь одна колониальная форма — Stelexomonas. Таким образом у форм без домиков наблюдается образование преимущественно слизистых колоний различных типов, но с небольшим числом видов в каждом роду; у форм, живущих в домиках, колониальность развития не получила, зато велико видовое разнообразие за счет полиморфизма домиков, что особенно заметно в роду Salpingoeca.

Система хоанофлагеллат, принятая в определителе

ОТРЯД CHOANOFLAGELLIDA KENT

I. СЕМЕЙСТВО *MONOSIGODAE*.

Подсемейство Monosiginae

I. Род Monosiga Kent
II. Род Codonosiga (Clark) Stein
III. Род Astrosiga Kent
IV. Род Desmarella Kent
V. Род Kentrosiga Schiller
VI. Род Protospongia Kent
VII. Род Sphaeroeca Lauterborn
VIII. Род Sphaerodendron Zhukov
IX. Род Cladospongia Jyengar et Ramanthan

Подсемейство Diplosiginae

I. Род Diplosiga Frenzel
II. Род Codonosigopsis Senn

II. СЕМЕЙСТВО *SALPINGOECIDAE*

Подсемейство Salpingoecinae

I. Род Salpingoeca Clark
II. Род Lagenoeca Kent
III. Род Diploeca Ellis
IV. Род Polyoeca Kent

Подсемейство Siphosalpingoecinae

I. Род **Aulomonas Lackey**
II. Род **Stelexomonas Lackey**

Подсемейство Diplosigopsinae

I. Род **Diplosigopsis Francé**

Определитель воротничковых жгутиконосцев

ОТРЯД CHOANOFLAGELLIDA KENT, 1880.

Одиночные или колониальные жгутиконосцы, планктонные или прикрепленные. Клетки на апикальном конце имеют один, реже два протоплазматических воронковидных воротничка, окружающих единственный жгутик. Клетки в домиках или без них, иногда заключены в слизь. Ядро овулярного типа, кинетопласт отсутствует, митохондрии с пластинчатыми кристами. Размножение продольным делением. Половой процесс неизвестен. Цисты имеются.

Отряд включает 3 семейства: сем. *MONOSIGIDAE*, сем. *SALPINGOECIDAE* и сем. *ACANTHOECIDAE*. Последнее семейство представлено только морскими формами, имеющими домики, состоящие из кремниевых структур, и в настоящей работе не рассматривается. Два первых семейства четко отличаются друг от друга по наличию или отсутствию домика.

1. СЕМЕЙСТВО *MONOSIGIDAE*.

Клетки лишены домиков, иногда погружены в слизь. Одиночные или колониальные. Воротничок чаще один, реже два. Свободноплавающие или прикрепленные.

Семейство включает 2 подсемейства: п/семейство *Monosiginae* и п/семейство *Diplosiginae*.

Таблица для определения подсемейств

1. Клетки с одним воротничком; если погружены в слизь, то воротничок всегда выступает наружу . . . . *Monosiginae*.
2. Клетки с 2 воротничками, наружный обычно короче внутреннего . . *Diplosiginae*.

Подсемейство *Monosiginae*

Жгутиконосцы с одним хорошо развитым воротничком, одиночные или колониальные, домиков не имеют, но клетки часто погружены в слизь, свободноплавающие или прикрепленные формы.

Определительная таблица родов

1. Одиночные прикрепленные формы . . . . *Monosiga* (стр. 31)
   — Клетки собраны в колонии 2
2. Колонии образованы с помощью клеточных стебельков 3
   — Колонии формируются за счет студенистого вещества 4
3. Клетки собраны в группы на конце общего стебелька, прикрепленные формы . . . . *Codonosiga* (стр. 32)
   — Клетки располагаются на концах стебельков, отходящих от общего центра, колонии звездчатого типа, свободноплавающие формы . . . . . *Astrosiga* (стр. 33)
4. Колонии лентовидные 5
   — Тип колоний иной 6
5. Клетки с помощью слизи соединяются боками, базальных отростков нет, планктонные формы . . . . *Desmarella* (стр. 34)
   — Клетки имеют развитые базальные отростки, проникающие в слизь, планктонные формы . . . . *Kentrosiga* (стр. 35)
6. Колонии неправильной пластинчатой формы, планктонные организмы . . . . *Protospongia* (стр. 36)
   — Тип колоний иной 7
7. Колонии шаровидной формы, свободноплавающие . . . . . . *Sphaeroeca* (стр. 37)
   — Тип колоний иной 8
8. Колонии в виде толстых слизистых стеблей, с клетками, собранными на их концах в виде шара, прикрепленные формы . . . . *Sphaerodendron* (стр. 38)
   — Колонии в виде пальцевидных, дихотомически разветвленных на концах выростов, по периферии которых располагаются клетки, прикрепленные формы . . . . *Cladospongia* (стр. 39)

I. Род Monociga Kent, 1880

K e n t, 1880 : 329

Одноклеточные жгутиконосцы, без домика. Прикрепленные к субстрату непосредственно базальной частью клетки или с помощью небольших цитоплазматических выростов. Поселяются на различных субстратах, часто встречаются на планктонных водорослях.

Необходимо отметить, что, из-за небольших размеров и значительной изменчивости формы тела, монозиги довольно трудно определяются, существует ряд переходных форм. Поэтому, на наш взгляд, целесообразно некоторые виды свести в синонимы, несмотря на то, что само число видов в данном ряду невелико.

Таблица для определения видов

1. Клетка круглая, овальная, яйцевидная, или грушевидная, длиной 5—12 мкм . . . . *M.ovata* (стр. 31)
2. Клетка веретеновидная, длиной 10 мкм . . . . *M.fusiformis* (стр. 32)
3. Клетка удлиненная, булавовидная, иногда почти цилиндрическая с заостренным задним концом, длиной 10—12 мкм . . . . *M.angustata* (стр. 32)

1. M.ovata Kent, 1880 (Табл. 1, рис. 1а, б)

K e n t, 1880 : 332, Taf.II. fig. 33—35; Taf. II fig. 7—9 (M.brevipes); S. 330, Taf. IV, fig. 19—21 (M. consociata); s. 331, Taf. IV, fig. 12 (M. steini); Skuja, 1948 : 299—330. Tab. XXXIV, fig. 19—21 (V. varians).

Клетка округлой, яйцевидной, овальной или близкой формы, чаще всего суженной в апикальной части, длина 5—12 мкм. Воротничок хорошо развит и равен половине длины клетки, жгутик как правило равен или немного длиннее ее. 1—2 сократительных вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в разнообразных водоемах на различных планктонных организмах.

2. **M. fusiformis** Kent, 1880 (Табл. I, рис. 2)

K e n t, 1880 : 330, Taf. IV, fig.. 17.

Клетка веретеновидной формы, обычно 10 мкм длины. Воротничок обычно в два раза короче тела клетки, жгутик примерно равен длине тела.

Встречается в стоячих водах, часто поселяется на Cyclops.

3. **M.angustata** Kent, 1880 (Табл. I, рис. 3)

K e n t, 1880 : 330, Taf. II, fig. 31, 32.

Клетка удлиненная, чаще всего булавовидная с заостренным задним концом, иногда почти цилиндрическая, длиной 10—12 мкм, ширина 3—4 мкм. Воротничок широкоразвернутый, примерно в два раза короче тела клетки, жгутик приблизительно равен длине клетки.

Встречается в стоячих водах на планктонных организмах.

II. Род Codonosiga Clark, 1866.

C l a r l, 1866 : 313 (Codosiga).

Колониальные прикрепленные жгутиконосцы, клетки собраны в группы по 2—4—20 штук на конце общего стебелька.

1. **C. botryfis** (Ehrnb.) Kent, 1880 (Табл. I, рис. 4) Ehrenberg, 1838 : 284, Taf., XXVII, fig. 4 (Epistilis botrytis); Clark, 1968 : 313—319, Pl. V, fig 7—27 (C. pulcherium);

K e n t, 1880 : 334, Taf. II, fig. 22—29; Taf. IV, fig. 6—16; (C. botrytis); s. 331, Taf. II, fig. 3 (Monosiga qracilis); Stokes, 1888 : 128, Taf. III, fig. 10 (Monosiga limnobia); s. 126, Taf. III, fig. 6 (Monosiga robusta); Taf. III, fig. 9 (M. longipes); s. 129, Taf. III, fig. 5 (Codosiga longipes); de Saedeleer, 1927, Pl. 1, f. 19—22 (Codonosiga elegans).

Клетки собраны в группы на вершине общего стебелька, соединяясь с ним короткими (вторичными) стебельками или цитоплазматическими выростами. Общий стебелек своим основанием прикрепляется к субстрату. Число клеток меняется в зависимости от возраста колонии с 1 до 18—20. Одиночная клетка меняется в зависимости от возраста колонии с 1 до 18—20. Одиночная клетка чаще всего овальной формы длиной 8—15 мкм, воротничок хорошо развит и равен длине клетки, жгутик длиннее ее в 2—2,5 раза. Стебелек может достигать 30—40 мкм в зависимости от состояния и возраста клетки. В основании клетки располагаются 1—2 сократительные вакуоли.

Следует помнить, что сразу после деления, молодые особи *Codonosiga* напоминают клетку *Monosiga ovata*, мельче взрослых и не имеют стебелька. Далее, во время роста и формирования взрослой колонии как сами клетки, так и форма и размер колонии меняются. В связи с этим в литературе, особенно у старых авторов, имеется довольно большое число описаний видов кодонозиг, которые целесообразно свести в синонимику.

Встречается повсеместно, предпочитая водоемы мезотрофного типа, поселяется на различных субстратах, зоопланктоне и водорослях.

2. **C. furcata** Kent, 1880 (Табл. I. рис. 5).

K en t, 1880 : 339, Taf. II, fig. 15—19; Stein, 1878, Taf. IX, fig. 1—7 (Codonocladium umbellatum).

Клетки так же как и у предыдущего вида собраны в группы на конце общего стебелька, но в отличие от *C. botrytis* у данного вида вторичные стебельки сильно развиты и колония иногда может напоминать зонтик. Клетка овальная, длина тела 5—8 мкм. Воротничок широко развернут, равен половине длины клетки, жгутик длиннее ее примерно в 2 раза.

Встречается в стоячих водоемах на зоопланктоне и растениях.

III. Род Astrosiga Kent, 1880

K e n t, 1880 : 341

Колонии звездчатого типа, стебельки отходят от общего центра, клетки расположены на концах стебельков.

1. **A. radiata** Zach, 1894. (Табл. I, рис. 6).

Z a c h a r i a s : 1894 : 76—77, Taf. I, Fig. 8а-в.

Вид имеет признаки рода. Стебельки, несущие клетки, могут быть разной длины, иногда в несколько раз длиннее ее тела. На концах стебельков прикреплены 1—3 зооида, колония может насчитывать до 100 и более особей. Клетка чаще всего овальной формы со слегка оттянутым задним концом, длина тела 10—16 мкм. Воротничок хорошо развит, жгутик в 2—3 раза длиннее клетки. Планктонная форма.

В данном роде указывается иногда еще один вид *A. disjuncta Kent*, 1880, образующий плавающие колонии из клеток, соединенных своими базальными частями. Вид сомнителен. По описанию очень напоминает оторвавшуюся колонию (без стебелька) кодонозиги.

2 Заказ 67

IV. Род Desmarella Kent, 1880

K e n t, 1880 : 341; Schiller, 1953 : 252 (Kentia).

Клетки соединяются боковой стороной с помощью слизистого вещества, образуя лентовидные, иногда разветвленные колонии, планктонные организмы.

Определительная таблица видов

1. Колонии неправильные, разветвленные, клетки овальные, длиной 8—11 мкм . . . . *D. irregularis* (стр. 34)
   — Колонии прямолинейные или слегка изогнутые 2
2. Клетки в колонии не соприкасаются боками, шаровидной формы, длиной 10—11 мкм . . . . *D. sphaeroidea* (стр. 34)
   — Клетки плотно прилегают друг к другу боковыми сторонами 3
3. Клетки грушевидной формы, длиной 10—13 мкм . . . . . *D. pyriformis* (стр. 34)
   — Клетки овальной формы, длиной 6—11 мкм . . . . . *D. moniliformis* (стр. 35)

1. D. irregularis Stokes, 1888 (Табл. I. рис. 7 а, б)

S t o k e s, 1888 : 135—137, Taf. III, fig. 11.

Клетки соединяются боками с помощью слизи, образуя неправильные разветвленные колонии. Клетка овальная, длиной 8—11 мкм, с легким сужением в основании воротничка. Жгутик примерно в 4—5 раз длиннее тела. 1—2 сократительные вакуоли расположены в базальной части клетки. В колонии может насчитываться до 50 клеток.

Встречаются в стоячих водоемах.

2. D. sphaeroidea (Schiller) Bourrelly, 1957. (Табл. I, рис. 8)

S c h i l l e r, 1953 : 253, Taf. 4. Abb. 5 (Kentia); Bourrelly, 1957 : 320.

Колонии состоят обычно из 4 клеток. Колонии прямолинейные. Клетки боками не соприкасаются, в студенистом веществе между клетками иногда видны более плотные тяжи. Клетка почти шаровидной формы, на апикальном конце имеется небольшой выступ, от основания которого отходит воротничок. Длина клетки 10—11 мкм, воротничок больше клетки, жгутик в·два раза длиннее клетки.

Позднеосенняя и зимняя форма, встречается подо льдом.

3. D. pyrifprmis (Schiller) Bourrelly. (Табл. I, рис. 9).

S c h i l l e r, 1953 : 252, Taf. 4, Abb. 4a, в (Kentia); Bourrelly, 1957 : 320.

Колонии состоят обычно из 4, реже 8 клеток, плотно соприкасающихся боками. Форма клетки грушевидная, в основании расширена и закруглена, вверху сужена, длина клетки 10—13 мкм, воротничок бокаловидный, широко развернутый, длиннее тела клетки, жгутик примерно в три раза длиннее.

Позднеосенняя и зимняя форма, встречается подо льдом.

4. D. moniliformis Kent, 1880 (Табл. I, рис. 10)

K e n t 1880 : 341, Taf. II, fig. 30; Stein, 1878, Taf. IX, fig. 10—12; Skuja, 1939; 63, Taf. II, fig. 13 (D. brachycalix).

Колонии лентовидные, состоят обычно из 4—12 клеток. Клетка овальной или яйцевидной формы. Длина 6—11 мкм, воротничок превышает длину клетки, жгутик длиннее ее в 2—3 раза.

Встречается повсеместно в мезотрофных водоемах, чаще в холодное время года.

V. Род Kentrosiga Schiller, 1953

S c h i l l e r, 1953 : 255

Клетки собраны в лентовидные, однослойные колонии, иногда дугообразно изогнутые. В базальной части клеток имеются тонкие выросты, проникающие в слизь, формирующую колонию.

Определительная таблица видов

1. Клетки овальной формы, длиной 10—12 мкм . . . . . . *K. thienemanni* (стр. 35)
   — Клетки цилиндрические или грушевидные 2
2. Клетки грушевидной формы, длиной 21—23 мкм с 3—5 тонкими выростами . . . . *K. setifera* (стр. 35)
   — Клетки цилиндрической формы 3
3. Клетки удлиненно-цилиндрические, длиной 18—21 мкм, 2—3 мкм шириной с 2—3 тонкими выростами . . . . *K. cylindrica* (стр. 36)
   — Клетки короче и шире, длиной 15 мкм, шириной 4,5—5 мкм с 2 выростами . . . . *K. skujae* (стр. 36)

1. K. thienemanni Schiller, 1953 (Табл. II, рис. 4а, б)

S c h i l l e r, 1953 : 256, Taf. 5, Abb. 7a—c.

Лентовидные, часто дугообразные изогнутые колонии состоят из клеток, плотно соприкасающихся или не соприкасающихся между собой. От базальной части клетки отходит обычно 1—3 тонких псевдоподиальных выроста, погруженных в студнеобразную массу. Число клеток в колонии обычно 4—12, но иногда встречаются колонии, насчитывающие десятки клеток, образующие дугу, приближающуюся к кругу (почти дисковидные колонии).

Клетки овальной формы. Длина тела клетки 9—12 мкм, ширина 6—7 мкм. Воротничок узкий со слегка заметным расширением в устье примерно равен длине тела, жгутик длиннее тела в 2—2,5 раза. Сократительная вакуоль ближе к базальному концу тела. Часто в базальной части клетки располагается крупная пищеварительная вакуоль.

Ранневесенняя и позднеосенняя форма. Встречается в планктоне мезотрофных водоемов.

2. K. setifera Schiller, 1953 (Табл. II, рис. 2)

S c h i l l e r, 1953 : 258, Taf. 5, Abb. 10.

Клетки грушевидные, в апикальной части сужены. Длина тела клетки 21—23 мкм, ширина 8—9 мкм. Воротничок длиной 20—30 мкм хорошо развит и широко раскрыт в устье.

Вид обнаружен в зимнем планктоне.

3. **K. cylindrica** Schiller, 1953 (Табл. II, рис. 1)

Schiller, 1953 : 257, Taf. 5, Abb. 9.

Колонии состоят обычно из 4 несоприкасающихся боками клеток. Клетки удлиненно-цилиндрические, длиной 18—21 мкм, шириной 2,5—3 мкм, апикальный конец клеток срезан, базальный закруглен и сужен. Воротничок примерно равен длине тела, в устье широко раскрыт (до 20 мкм), жгутик немного длиннее тела. В базальной части клетки 2—3 тонких псевдоподиальных выроста.

Встречается в зимнем планктоне.

4. **K. skujae** Schiller, 1953 (Табл. II, рис. 3).

Schiller, 1953 : 257, Taf. 5, Abb. 8.

Клетки цилиндрические, тело клетки примерно 15 мкм длины, 4,5—5 мкм ширины. Колонии состоят из 2—4 несоприкасающихся боками клеток. Воротничок короче тела (1 мкм высоты, 5 мкм ширины), жгутик в 2—2,5 раза длиннее клетки. В базальной части обычно 2 тонких протоплазматических выроста.

Встречается в зимнем и ранневесеннем планктоне.

VI. Род **Protospongia** Kent, 1880

Kent, 1880 : 363.

Колонии слизистые, неправильной, иногда пластинчатой формы. Клетки группируются в колонии в агрегаты по 4 штуки, отростки в базальной части клеток отсутствуют.

1. **P. haeckeli** Kent, 1880 (Табл. II, рис. 5а, б).

Kent, 1880 : 363, Taf. X, fig. 20—30; Skuja, 1956 : 309, Taf. LIV, f. 16—17; Taf. LV, f. 1. (P. haeckeli var. qracilis)

Клетки собраны в группы по 4 и погружены в слизь. Число их в колонии колеблется, но обычно кратно 4 (4—8—16). Форма тела овальная и почти шаровидная, со слегка суженным апикальным концом, откуда начинается воротничок. Длина клетки 6—12 мкм, воротничок обычно в два раза больше, жгутик длиннее тела в 3—4 раза. Ядро медиальное, 1—2 сократительные вакуоли в базальной части.

Планктонные формы, встречаются в мезотрофных водоемах. *P. haeckeli var. gracilis* отличается более мелкими размерами клеток, однако границы естественной изменчивости вида не известны.

Шиллер (1953) описал еще одну вариацию этого вида — *P. haeckeli var. clarki* (1953 : 254—255, Abb. 6), но данный организм скорей всего надо перенести в род *Sphaeroeca*.

VI. Род **Sphaeroeca** Lauterborn, 1894

Lauterborn, 1894 : 394—395

Колониальные жгутиконосцы, колонии представляют собой слизистый шар, в поверхностном слое которого расположены воротничковые клетки. Клетки погружены в слизь, наружу выступают воротничок и жгутик. От базальной части клеток отходит отросток, направляющийся к центру колонии. Планктонные организмы.

Таблица для определения видов

1. Клетки расположены равномерно по всему поверхностному слою слизистого шара, на равном расстоянии друг от друга 2
   — Клетки расположены неравномерно, цепочками, образуя своеобразную сеть, размер колонии 250—600 мкм в диаметре . . . . *S. globosa* (стр. 37)
2. Колонии крупные, 100—300 мкм в диаметре, базальные отростки соединяются между собой и центральным телом . . . . *S. volvox* (стр. 37)
   — Колонии мелкие, до 50 мкм в диаметре, с числом клеток до 20, в базальной части клеток кроме 1—2 отростков имеются короткие цитоплазматические выросты . . . . *S. lackey* (стр. 38)

1. **S. globosa** Wawrik, 1956 (Табл. III, рис. 2а, б)

Wawrik, 1956 : 294—295, Abb. 2a, б.

Колонии шаровидные 250—600 мкм в диаметре, клетки в колонии расположены более или менее плотно, образуя своеобразную сеть. Клетки почти шаровидной формы, реже грушевидные, размером 7—10 мкм. Базальный отросток равен 16—18 мкм. Протоплазматический воротничок короткий, 4—6 мкм длины и широкий. Жгутик длинный, 55—70 мкм. 2—5 сократительные вакуоли.

Внутри некоторых колоний встречается *Chlamydomonas sp*. Вид обнаружен в планктоне рыбных прудов при температуре воды 13—14°.

2. **S. volvox** Lauterborn, 1894. (Табл. III, рис. 1а, б).

Lauterborn, 1894 : 394—395; 1898 : 5—7, Taf. V, fig. 1—2.

Колонии шаровидные 100—300 мкм в диаметре, Клетки в колонии расположены равномерно, на одинаковом расстоянии друг от друга, их число может достигать нескольких сотен. Клетки чаще всего грушевидной формы с заостренным задним концом, или овальные, длиной 8—12 мкм. Воротничок развит хорошо и обычно в 1,5 раза длиннее клетки. Жгутик длиннее тела клетки в 4—5 раз. От базальной части клетки отходит внутрь слизистого шара отросток, примерно в 2 раза длиннее клетки, отростки клеток соединяются в тя-

жи, идущие к центру колонии. 1 сократительная вакуоль находится в базальной части клетки. Ядро медиальное.

Встречается в мезотрофных водоемах, в основном в холодное время года.

3. **S. lackey** (Lackey) Bourrelly, 1968. (Табл. II, рис. 6).

B o u r r e l l y, 1968:134; Lackey, 1939 : 203—205, Fig. A — E. (Protospongia sp.)

Колонии небольшие, до 50 мкм в диаметре, чаще всего насчитывают до 20 клеток, располагающихся на равном расстоянии друг от друга. Отдельная клетка длиной 8—12 мкм грушевидной формы со слегка суженным апикальным концом. Воротничок хорошо развит, обычно в 2 раза длиннее клетки, в устье широко раскрыт (до 20 мкм диаметром). Жгутик длинный, до 50 мкм. От основания клетки отходят 1—2 цитоплазматических отростка, иногда соединяющиеся с другими отростками или свободно погружены в слизь. В базальной, слегка уплощенной части, иногда наблюдаются короткие цитоплазматические выросты. 1 сократительная вакуоль в базальной части тела. Ядро медиальное.

Встречается в речном планктоне.

В историческом плане очевидно целесообразно упомянуть еще об одном виде *Sphaeroeca*, описанном Оксли (*Oxlly*, 1884), как *Protospongia pedicellata* и переведенном Леммерманом в род *Sphaeroeca* (*Lemmerman*, 1910).

Этот вид имеет шаровидные колонии, состоящие из 10—12 тыс. клеток. Клетки обратно яйцевидной формы, длиной 8—10 мкм, базальный отросток 2—2,5 мкм. Вид ни разу с момента его описания другими авторами не отмечался.

VIII. Род **Sphaerodendron** Zhukov, 1978.

Z h u k o v, 1978 : 116

Прикрепленные колониальные жгутиконосцы. Основание колонии составляет толстый студнеобразный стебель, на расширенной вершине которого с помощью базальных выростов фиксируются воротничковые клетки, образуя неправильной формы шар.

Известен только один вид.

S. mirabilis Zhukov, 1978 (Табл. III, рис. 3а—в)

Z h u k o v, 1978 : 116. Табл. I, рис. 3а, б.

Колониальный жгутиконосец, колонии прикрепленные. Клетки располагаются на булавовидной вершине студнеобразного и толстого стебелька, где фиксируются с помощью псевдоподиальных выростов. Клетки расположены вплотную друг к другу и образуют неправильный шар размером до 58 мкм в диаметре. Стебелек в 2—2,5 раза длиннее диаметра шара. Колония насчитывает 80—90 клеток. Форма тела клетки овальная или грушевидная, с оттянутым задним концом. Длина без базального протоплазматического выроста,

7,5—8 мкм, воротничок узкий, с легким расширением в устье, в 1,5—2 раза длиннее клетки, жгутик в два раза длиннее воротничка. 1—2 сократительные вакуоли расположены в базальной части клетки, ядро — ближе к переднему концу.

Встречается в весенний период в бассейне р. Волги.

IX. Род **Cladospongia** Jyengar et Ramanathan, 1940.

Колонии в виде пальцевидных, дихотомически разветвленных на концах слизистых выростов, по периферии которых распололжены воротничковые клетки, погруженные в слизь и связанные между собой протоплазматическими выростами. Прикрепленные организмы. Известен лишь один вид.

C. elegans Jyengar et Ramanathan, 1940 (Табл. III, рис. 4а—в)

I y e n g a r et Ramanathan, 1940 : 241.

Колониальный жгутиконосец, колонии прикрепленные. Клетки расположены по периферии студневидных пальцевидных выростов. Многочисленные клетки погружены в слизь, наружу выходят лишь воротничок и жгутик, и соединены между собой псевдоподиальными выростами (4—7), отходящими от базальных частей клеток.

Клетка овальной формы 10 мкм длины. Воротничок примерно равен длине клетки, жгутик в 3—4 раза длиннее. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части клетки, ядро расположено ближе к переднему концу. Вид лишь однажды отмечен и описан из пресных водоемов Мадраса.

Некоторые авторы (Lackey, 1959) высказывают предположение, не является ли данный вид частью пресноводной губки.

Подсемейство **Diplosiginae**.

Жгутиконосцы с двумя воротничками, наружным и внутренним, одиночные или колониальные. Домиков не имеют. Прикрепленные формы.

Определительная таблица родов

1. Одиночные формы . . . . *Diplosiga* (стр. 39)
— Клетки собраны в колонии . . . . *Codonosigopsis* (стр. 40)

I. Род **Diplosiga** Frenzel, 1892.

F r e n z e l, 1892 : 354—355

Одиночные прикрепленные жгутиконосцы с двумя протоплазматическими воротничками на апикальном конце клетки. Наружный воротничок короче внутреннего.

Некоторые альгологи (Bourrelly, 1968), считают род дискуссионным, полагая, что наружный воротничок — это расширенное горлышко очень тонко-

стенного домика или воспринимающие пищу псевдоподиальные выросты. Род включает два вида.

1. D. socialis Frenzel, 1892. (Табл. III, рис. 5a).

Frenzel, 1892 : 354—355, Taf. XVII, fig. 3.

Клетка грушевидной формы с расширенной и закругленной базальной частью, без стебелька, длиной 9—12 мкм. Жгутик примерно в 1,5 раза длиннее тела клетки. Наружный воротничок 2—3 мкм высоты отходит от шейки клетки немного ниже внутреннего воротничка. Внутренний воротничок 8—10 мкм высоты. Оба воротничка довольно широко раскрыты. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части клетки. Клетка прикрепляется к субстрату непосредственно своим основанием. Встречается в мезосапробных водоемах на различных водорослях и других субстратах, довольно редко.

Var. longicollis (Zhukov, 1978). (Табл. III, рис. 5б).

Воротнички почти цилиндрические, внутренний воротничок в 2,5—3 раза больше клетки, наружный — равен ее длине или в 1,5 раза больше.

2. D. francei Lemmermann. (Табл. III, рис. 6).

Lemmermann, 1914 : 114—117, Taf. I, fig. 13; Zacharias, 1894 : 75, Taf. I, fig. 4 (D. frequantissima).

Клетка грушевидной формы длиной 12 мкм, с расширенной базальной частью, переходящей в тонкую ножку с помощью которой жгутиконосец прикрепляется к субстрату. Жгутик примерно равен длине тела. Внутренний воротничок имеет форму узкой воронки и равен половине длины клетки, наружный раскрыт значительно шире и примерно в 2 раза короче внутреннего. 1 сократительная вакуоль в базальной части тела.

Встречается в стоячих мезосапробных водоемах, заселяя различные субстраты.

II. Род Codonosigopsis Senn, 1900.

Senn, 1900 : 129, Pl. 25, fig. 7.

Род включает два вида, образующих колонии, напоминающие таковые Codonosiga, но в отличии от последней клетки имеют два воротничка. Прикрепленные формы.

1. C. robini Senn, 1900. (Табл. III, рис. 7)

Senn, 1900 : 129, Pl. 25, fig. 7; Skuja, 1948 : 302—303, Taf. XXXIV, fig. 24 (C. kosmos).

Клетки собраны в колонии из 2—8—16 штук на конце общего длинного стебелька. К его вершине клетки прикрепляются с помощью хорошо развитых

вторичных стебельков. Тело клетки овальной или яйцевидной формы, длиной 7—20 мкм, шириной 4—11 мкм. Жгутик длинный, до 40 мкм. Внутренний воротничок в 1,5—2 раза длиннее клетки. Наружный воротничок короче внутреннего и слегка скошен. У развитой колонии основной стебелек достигает 55 мкм длины и 1—1,4 мкм толщины.

Встречается преимущественно в стоячих водоемах на планктонных водорослях Dinobryon divergens, D. cylindrica на видах рода Microcystis и нитчатых водорослях.

2. C. socialis (Francé) Lemmermann, 1914. (Табл. III, рис. 8)

Francé, 1897 : 223—224; Lemmermann, 1914 : 85, fig. 140.

Клетки в количестве 3—4 штук собраны в колонии на конце общего короткого стебелька, где прикрепляются с помощью коротких псевдоподиальных выростов. Тело клетки яйцевидной формы, длиной 15 мкм. Жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела клетки. Наружный воротничок хорошо развит. Встречается в стоячих чистых водоемах.

II. СЕМЕЙСТВО *SALPINGOECIDAE*

Клетки всегда имеют домики (теку). Одиночные, реже колониальные жгутиконосцы. Воротничок один, реже два. Свободноплавающие или прикрепленные.

Семейство включает 3 подсемейства: п/сем. Salpingoecinae, п/сем. Diplosigopsinae и п/сем. Siphosalpingoecinae.

Определительная таблица подсемейств

1. Клетки с одним воротничком 2
— Клетки с двумя воротничками . . . . *Diplosigopsinae* (стр. 55)
2. Домики имеют одно устьевое отверстие . . . . *Salpingoecinae* (стр. 41)
— Домики трубчатые . . . . *Siphosalpingoecinae* (стр. 53)

Подсемейство Salpingoecinae

Домики имеют одно устьевое отверстие. Клетки с одним протоплазматическим воротничком. Одиночные, реже колониальные, чаще всего прикрепленные, иногда свободноплавающие организмы.

Определительная таблица родов

1. Прикрепленные формы 2
— Свободноплавающие формы . . . . *Lagenoeca* (стр. 49)
2. Одиночные 3
— Колониальные . . . . *Polyoeca* (стр. 52)
3. Домики с однослойной стенкой . . . . *Salpingoeca* (стр. 42)
— Домики имеют двойную стенку, наружный слой толстый, коричневатый, внутренний тонкий, прозрачный, образует горлышко домика . . *Diploeca* (стр. 52)

1. Род Salpingoeca Clark, 1868

C l a r k, 1868 : 319

Прикрепленные жгутиконосцы. Домики однослойные, без видимых структур, чаще всего прозрачные, со стебельком или без стебелька. Строение клетки общее для всех воротничковых жгутиконосцев. Наиболее богатый по числу видов род.

Определительная таблица видов

1. Домики имеют стебелек, с помощью которого крепятся к субстрату 2
   — Домики стебелька не имеют, прикрепляются к субстрату непосредственно своим основанием 11
2. Стенки домика волнистые 3
   — Стенки домика ровные 4
3. Домик удлиненный, в базальной части заострен, в устье слегка расширен, высотой 28—30 мкм, стебелек короткий . . . . *S. serpettei* (стр. 43)
   — Домик короткий, в средней части сильно расширен, в устье сужен, без горлышка, высотой 11—13 мкм, стебелек длинный . . . . . . *S. convolvulus* (стр. 43)
4. Домик узкий и длинный 5
   — Домик широкий и короткий 7
5. Домик удлиненно-овальный, иногда почти веретеновидный, в устье сужен, без шейки, в задней части заострен, высотой 21—26 мкм . . . . *S. oblonga* (стр. 44)
   — Домик конический или в виде удлиненной амфоры 6
6. Домик удлиненно-конический, внизу сужен, в устье расширен, высотой 30—50 мкм . . . . *S. gracilis* (стр. 44)
   — Домик в виде узкой амфоры, с небольшим горлышком и слегка расширенным устьем, высотой 16—20 мкм . . . . *S. clarki* (стр. 44)
7. Домик почти шаровидной формы, в верхней части прямо срезан, без шейки, высотой 20—25 мкм . . . . *S. balatonis* (стр. 45)
   — Домик колокольчиковидной формы с легким расширением в устье, высотой 9—15 мкм . . . . *S. ringens* (стр. 45)
   — Домик яйцевидной формы или в форме вазы 9
   — Домик яйцевидной формы, в верхней части прямо срезан и сужен в небольшую шейку, высотой 12—26 мкм, стебелек длинный . . . *S. urceolata* (стр. 45)
   — Домик в виде вазы 10
10. Домик в виде короткой и широкой вазы, высотой 20—21 мкм, в устье слегка расширен, шейка выражена слабо, стебелек короткий, стенки домика толстые . . . . *S. convallaria* (стр. 45)
   —Домик в виде вазы с широко раскрытым устьем, хорошо выраженным горлышком и расширенной нижней частью, высотой 12—15 мкм . . *S. megachelia* (стр. 45)
11. Домик шаровидной или близкой формы 12
   — Форма домика иная 14
12. Домик шаровидный, с коричневатыми непрозрачными стенками с небольшим отверстием-устьем в апикальной части 13
   — Домик почти шаровидный, в базальной части слегка заострен, в апикальной части прямо срезан, прозрачный, 5—6 мкм в диаметре . . *S. pixidium* (стр. 46)
13. Длинная узкая шейка клетки с хорошо развитым воротничком далеко выступает из домика, диаметр домика 8—10 мкм . . . . *S. globulosa* (стр. 46)
   — Шейка клетки неразвита, из домика выступает только короткий воротничок, диаметр домика 8—12 мкм. . . . . *S. minor* (стр. 46)
14. Домик цилиндрический, узкий, высотой 33 мкм, шириной 3—4 мкм . . . . *S. cylindrica* (стр. 46)
   — Домик иной формы 15
15. Домик в виде вазы 16
   — Домик иной формы 17
16. Домик в виде удлиненно-цилиндрической вазы, с заостренной базальной частью и слегка расширенным устьем, 25—35 мкм высоты . . . *S. vaginicola* (стр. 47)
   — Домик в виде неправильной формы вазы с неровными волнистыми боками, в устье расширен, 24—26 мкм высоты. . . . . *S. lefevrei* (стр. 47)
17. Домик в виде амфоры 18
   — Домик иной формы 19
18. Домик в виде удлиненной амфоры, с четко выраженным горлышком и расширенным устьем, 12—13 мкм высоты . . . . *S. amphora* (стр. 47)
   — Домик в виде короткой сильно раздутой с боков амфоры, высотой 8—20 мкм . . . . S. napiformis (стр. 47)
19. Домик в виде колбы 20
   — Домик иной формы 21
20. Домик в виде колбы с округлой базальной частью переходящей в более или менее узкое горлышко, 7—15 мкм высоты . . . . S. amphoridium (стр. 48)
   — Домик в виде колбы с уплощенной базальной частью, широкая нижняя часть домика постепенно сужается к устью, стенки домика коричневатые, 15—20 мкм высоты . . . . S. brunea (стр. 48)
21. Домик грушевидной формы, с узким коротким горлышком и расширенной базальной частью, 12—15 мкм высоты . . . . S. minuta (стр. 48)
   — Форма домика бокаловидная или яйцевидная 22
22. Домик в базальной части имеет несколько отростков, стенки домика коричневатые, 7—8 мкм высоты . . . . S. urnula (стр. 48)
   — Домик не имеет отростков в базальной части 23
23. Домик бокаловидный, яйцевидный, иногда неправильный апикальный конец прямо срезан, базальный расширен, коричневатый, 6—8,5 мкм высоты . . . . S. massarti (стр. 48)
   — Домик в виде короткого бокала или половинки яйца с расширеной базальной частью, с прозрачными стенками, 8—9 мкм высоты . . . S. schilleri (стр. 49)

1. S. serpettei Bourrelly 1968. (Табл. III, рис. 9)

B o u r r e l l y, 1968: 136.

Форма домика близка к цилиндрической, стенки волнистые, толстые, устье слегка расширено, в базальной части домик сужается и переходит в короткой стебелек с небольшой подошвой на конце. Высота домика со стебельком 28—30 мкм, стебелек 4—5 мкм длины. Клетка цилиндрической формы с закругленным основанием, ядро в передней части, 1—2 сократительные вакуоли в базальной части клетки. Воротничок длиной 8—10 мкм, примерно равен телу клетки, из домика обычно не высовывается.

Встречается на нитчатых водорослях в лесных лужах.

2. S. convolvulus Skuja, 1939. (Табл. III, рис. 10).

S k u j a, 1939: 63—64, Tab. II, fig. 4.

Домик в виде укороченной вазы, или колокола, или широковеретеновидный, высотой 11—13 мкм, шириной 8—9,5 мкм. Стенки слабоволнистые, сравнительно толстые. В базальной части имеется отросток переходящий в

длинный стебелек (15—20 мкм). В устье сужен, шейки нет. Клетка полностью занимает домик, воротничок небольшой, 5—6 мкм высоты, жгутик в 2—2,5 раза длиннее тела клетки. Ядро в передней части, 1—2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается на водных растениях в стоячих водоемах.

3. **S. oblonga** Stein 1878. (Табл. III, рис. 11).

Stein, 1878, Taf. X, Abb. 4; Stokes, 1888: 140, Taf. III, fig. 12 (S. sphaericola).

Домик удлиненно-овальный, иногда почти веретеновидный, в средней части расширен, к устью сужен, без шейки, в базальной части заостроен, высота 21—26 мкм, стебелек жесткий, примерно равен длине домика. Клетка не заполняет весь домик, воротничок обычно выступает из него и примерно равен длине тела клетки, жгутик длиннее в 2—2,5 раза. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается в стоячих водоемах на водных растениях.

4. **S. gracilis** Clark, 1868. (Табл. III, рис. 12)

Clark, 1868: 319—320, Pl. IX, fig. 38—39; Lemmermann, 1914 : 83, Fig. 141 (S. elegans).

Домик удлиненно-конический или в виде узкой вазы, в устье слегка расширен, базальная часть, постепенно утоньшаясь, переходит в стебелек, высота домика 30—50 мкм. Клетка почти цилиндрической формы, заполняет только 1/3—1/4 часть домика. Воротничок примерно равен длине клетки, жгутик в два раза длинее. Ядро и 1—2 сократительные вакуоли имеют обычное расположение.

У S. gracilis иногда наблюдается образование временных колоний, когда дочерние клетки прикрепляются к наружной стенке материнского домика, в свою очередь формируют домики. В этом случае вид очень напоминает S. aggregata Valkanov (Valkanov, 1970) описанную как новый вид для Черного моря.

Встречается в чистых водоемах на водных растениях.

5. **S. clarki** Stein, 1878. (Табл. III, рис. 13)

Stein, 1878: Taf. X. Abb. 5; nec. S. clarki Schiller 1953: 251, Taf. 4, Abb. 2.

Домик в виде узкой амфоры, с небольшим горлышком и слегка расширенным устьем, в основании сужен и переходит в тонкий стебелек, высота 16—20 мкм. Кклетка почти полностью заполняет домик, из которого выступает хорошо развитый воротничок. Жгутик в 1,5 раза длиннее тела клетки. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается в чистых водоемах на зоопланктоне и водных растениях.

6. **S. balatonis** Lemm. 1910. (Табл. III, рис. 14)

Lemmermann, 1910: 357, fig. 6.

Домик почти шаровидной формы, в верхней части прямо срезан, без шейки, в устье сужен, высотой 20—25 мкм, стебелек короткий с небольшой подошвой на конце. Клетка не заполняет весь домик. Воротничок выступает наружу, хорошо развит, жгутик длиннее тела клетки.

Встречается в мезотрофных водоемах на различных субстратах.

7. **S. ringens** Kent 1880. (Табл. IV, рис. 1)

Kent, 1880: 354, Taf. V, fig. 17—18; Stokes, 1888: 227—228, fig. 25 (S. eurystoma).

Домик короткий и широкий в виде колокольчика или вазы с легким расширением в устье, в базальной части заострен. Стебелек может быть разной длины, иногда в 2—3 раза больше домика, высота которого 9—15 мкм. Клетка не заполняет всего домика. Воротничок хорошо развит, жгутик в два раза длиннее тела клетки. Ядро и 1—2 сократительные вакуоли имеют обычное расположение.

Встречается в чистых водоемах на разных субстратах.

8. **S. urceolata** Kent, 1880 (Табл. IV, рис. 2)

Kent, 1880 : Taf. V, fig. 14—15; Ellis, 1929 : 82 fig. 17 (S. cardiforma).

Домик яйцевидный, в верхней части прямо срезан и сужен в небольшую шейку, задний конец заострен, высота домика 12—16 мкм. Стебелек жесткий и длинный. Клетка не заполняет всего домика. Ядро и 1—2 сократительные вакуоли имеют обычное расположение.

Встречается в стоячих водоемах на водных растениях.

9. **S. convallaria** Stein. (Табл. IV, рис. 3)

Stein, 1878: 51, Taf. X, Abb. I, fig. 1—8.

Домик в виде короткой и широкой вазы с толстыми стенками, в устье слегка расширен, шейка выражена слабо, в основании коротко заострен, стебелек тонкий и короткий. Длина 20—21 мкм. Клетка занимает почти весь домик. Жгутик в 2—2,5 раза длиннее клетки. Расположение клеточных органелл обычное.

Встречается в стоячих водоемах на планктонных ракообразных.

10. **S. megachelia** Ellis, 1929. (Табл. IV, рис. 4)

Ellis, 1929: 81, fig. 16.

Домик в виде вазы с широкораскрытым устьем, в базальной части почти шаровидный, ближе к устью переходит в шейку или горлышко расширяющу-

юся затем в широкую воронку. Базальная часть слегка оттянута в отросток и переходит в стебелек различной длины. Высота домика 12—15 мкм, его базальная часть 6×6 мкм, высота шейки примерно 6 мкм, диаметр устья 8—9 мкм. На границе воронковидной части и шейки имеется тонкая диафрагма. Клетка грушевидной формы заполняет почти весь домик, иногда видны тонкие филоподии соединяющие ее со стенкой домика, воротничок хорошо развит, 8 мкм высоты. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается на водорослях в стоячих водоемах.

11. **S. pixidium** Kent, 1880. (Табл. IV, рис. 5)

Kent, 1880: 347, Taf. III, fig. 16.

Домик почти шаровидный, бесцветный, в базальной части слегка заострен, в апикальной прямо срезан, диаметром 5—6 мкм. Клетка не заполняет весь домик. Жгутик в 2,5 раза длиннее тела клетки. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение.

Встречается в стоячих водоемах на нитчатых водорослях, в планктоне часто поселяется на *Dinobryon* и *Melosira*.

12. **S. globulosa** Zhukov, 1978. (Табл. Iv, рис. 6)

Zhukov, 1978: 118, Табл. I, рис. 9.

Домик шаровидный, коричневатый, диаметром 8—10 мкм. Клетка заполняет почти весь домик, наружу выступает длинная тонкая шейка, примерно равная по высоте домику. Воротничок высотой 9—11 мкм, жгутик длиннее воротничка в 2 раза.

Встречается в мезотрофных водоемах на *Microcystis* и других водорослях.

13. **S. minor** Dangeard, 1910. (Табл. IV, рис. 7)

Dangeard, 1910: 98.

Домик круглый, коричневатый, диаметром 8—12 мкм. Клетка заполняет весь домик, ее шейка неразвита, наружу выступает только короткий воротничок. Жгутик примерно такой же длины как домик.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

14. **S. cylindrica** Fott, 1953. (Табл. IV, рис. 8)

Fott, 1953: 143—156.

Домик цилиндрический, узкий, бесцветный, высотой 33 мкм и шириной 3—4 мкм. Клетка занимает примерно половину домика. Воротничок равен половине длины тела клетки. Ядро и несколько сократительных вакуолей в передней части тела.

Встречается в ручьях на водных растениях.

15. **S. vaginicola** Stein, 1878. (Табл. IV, рис. 9)

Stein, 1878, taf. X, Abb. II, fig. 1—3.

Домик в виде удлиненной, почти цилиндрической вазы с заостренной базальной частью и слегка расширенным устьем, высотой 25—35 мкм, шириной 5—6 мкм, бесцветный. Клетка заполняет только 1/3—2/3 части домика. Воротничок 10—15 мкм высоты, примерно равен телу клетки, жгутик 30—35 мкм длины. Местоположение ядра и сократительных вакуолей (2—3) обычное.

Встречается в мезотрофных иногда сильно загрязненных водоемах на различных водорослях.

16. **S. lefevrei** Bourrelly, 1968 (Табл. IV, рис. 10)

Bourrelly, 1968: 136.

Форма домика изменчива в виде вазы с неравными боками, дважды суженными, волнистыми, устье расширено, от базальной части отходит короткая полая ножка (не стебелек), заканчивающаяся кнопковидным расширением, стенки домика тонкие. Его высота 24—26 мкм. Клетка не заполняет всего домика, 3—4 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в лесных лужах на нитчатых водорослях.

17. **S. amphora** Kent, 1880 (Табл. IV, рис. 11)

Kent, 1880: 347, Taf. V, fig. 13; 1880: 346 Taf. V, fig. 27—31 (S. fusiformis); Lemmermann, 1914: 81, fig. 130 (S. bütschli); Коршиков, 1926: 260—261, Табл. XX, рис. 3 (S. urnula).

Домик в виде удлиненной амфоры с четко выраженным горлышком и расширенным устьем, в основании заострен, высотой 12—13 мкм. Клетка обычная, заполняет почти весь домик.

Встречается в различных водоемах на планктонных организмах.

18. **S. napiformis** Kent, 1880 (Табл. IV, рис. 12)

Kent, 1880: 355, Taf. V, fig. 25—26.

Домик в виде короткой, сильно раздутой с боков амфоры, с четко выраженным небольшим горлышком и широко раскрытым устьем, базальная часть переходит в короткий отросток, высота домика 8—20 мкм. Клетка заполняет его частично.

Встречается в стоячих водоемах на нитчатых водорослях и других субстратах.

19. S. amphoridium Clark, 1868 (Табл. IV, рис. 13)

Clark, 1868: 322—323, pl. IX, fig. 37.

Домик в виде колбы с округлой базальной частью, переходящей в довольно узкое горлышко, в устье слегка расширен, высотой 7—15 мкм. Клетка заполняет почти весь домик.

Встречается в стоячих водоемах, часто поселяется на различных водорослях.

20. S. brunea Stokes, 1888 (Табл. IV, рис. 14)

Lemmermann, 1910: 355; 1914: 79, fig. 121

Домик в виде колбы с уплощенной базальной частью, широкая нижняя часть постепенно сужается к устью, стенки домика коричневатые. Его высота 15—20 мкм. Клетка почти полностью заполняет домик. Жгутик в 1,5 раза длиннее тела клетки. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в чистых стоячих водоемах на различных водорослях.

21. S. minuta Kent, 1880 (Табл. IV, рис. 15)

Kent, 1880: 347; Taf. III, fig. 10—12.

Домик грушевидной формы с расширенной базальной частью и узким коротким горлышком, высотой 12—15 мкм. Клетка заполняет весь домик, жгутик длиннее тела клетки. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в стоячих водах, часто на нитчатых водорослях.

22. S. urnula Skuja, 1948 (Табл. IV, рис. 16)

Skuja, 1948: 302, Taf. XXXIV, f. 18; nec. S. urnula Korschikov.

Домик бокаловидный, в базальной части закруглен, иногда слегка заострен, в апикальной — прямо срезан. От его базальной части отходит 3—7 коротких отростка, с помощью которых домик прикрепляется к субстрату. Его стенки коричневатые, редко бесцветные, высота 7—10, ширина 5—8 мкм, диаметр устья 1,5—2,8 мкм. Клетка не заполняет всего домика, воротничок примерно равен телу клетки, 8—14 мкм, жгутик в два раза длиннее. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в стоячих водоемах.

23. S. massarti Saedeleer, 1927 (Табл. IV, рис. 17)

Saedeleer, 1927: 142—144, Pl. I, fig. 4—8.

Домик бокаловидный, яйцевидный, иногда неправильной формы, коричневатый. Апикальный конец прямо срезан, базальный расширен. Высота домика 6—8,5 мкм. Клетка заполняет его полностью, редко видна четко, жгутик 6—7,5 мкм. Расположение ядра и 2-х сократительных вакуолей обычное.

Встречается часто на нитях *Melosira*.

24. S. schilleri (Schiller) Starmach, 1968 (Табл. IV, рис. 18)

Schiller, 1953: 251, Taf. 4, Abb. 2 (S. clarki Schiller nec. S. clarki Stein).

Домик в виде короткого бокала или в виде половинки яйца, с расширенной закругленной базальной часть с прозрачными стенками, 8—9 мкм высоты. Грушевидная клетка заполняет весь домик и выступает наружу. Длина клетки 12—13, ширина около 7 мкм, воротничок высотой 7—8 мкм, широко развернут. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

II. Род Lagenoeca Kent, 1880

Kent, 1880: 359

Свободноплавающие одиночные формы, в прозрачных или коричневатых домиках. От прикрепленных *Salpingoeca* отличается отсутствием стебельков и цитоплазматических выростов в базальной части домика. У некоторых видов имеются в этой части толстые постоянные выросты, не служающие для фиксации домика на субстрате.

Определительная таблица видов

1. Домики не имеют выростов в базальной части 2
— Домики имеют выросты в базальной части 8
2. Домик овальной, шаровидной, яйцевидной, бокаловидной, конической или близкой формы 3
— Домик более или менее трапецевидной или прямоугольной формы длиной 10—12 мкм . . . . *L. poculiformis* (стр. 50)
3. Домик шаровидной формы, 10 мкм диаметра . . . . *L. globulosa* (стр. 50)
— Домик овальной, яйцевидной, конической, бокаловидной или близкой формы 4
4. Домик овальной формы, без шейки, длиной 15 мкм . . . . . . *L. ovata* (стр. 50)
— Домик яйцевидной, бокаловидной, конической, амфоровидной или близкой формы 5
5. Домик яйцевидной формы, с более узкой базальной частью и небольшим горлышком, длиной 36—37 мкм . . . . *L. obovata* (стр. 50)
— Домик бокаловидной, амфоровидной, конической или колокольчиковидной формы 6
6. Домик в виде короткой амфоры с закругленной базальной частью и небольшим горлышком . . . . *L. pacaudi* (стр. 50)
— Домик бокаловидной, колокольчиковидной или конической формы 7
7. Домик конической формы с морщинистыми краями и узким устьевым отверстием, высота домика 20—25 мкм . . . . *L. torulosa* (стр. 50)
— Домик изменчивой формы, бокаловидный, колокольчиковидный, овальный, с сильно инкрустированными различными частицами стенками, с широкораскрытым устьем, длиной 9—15 мкм . . . . *L. variabilis* (стр. 51)
8. Домик бокаловидный или овальный с короткими отростками в базальной части . . . . *L. cuspidata* (стр. 51)

— Домик в форме усеченного конуса с расширенной базальной частью и довольно длинными отростками, коричневый, слабо прозрачный, длиной 8—10 мкм . . . . *L. ruttneri* (стр. 52)

1. **L. poculiformis** Schiller, 1953 (Табл. IV, рис. 19)

Schiller, 1953: 251, Abb. 3.

Домик трапецевидной или прямоугольной формы с вогнутыми боками, прозрачный, длиной 10—11 мкм, шириной 3—5 мкм. Клетка полностью заполняет домик. Воротничок короткий, к устью слабо расширен, 3—3,5 мкм высоты, жгутик примерно в 5 раз длиннее тела клетки. Ядро в передней части, пищеварительная вакуоль — в базальной. Сократительная вакуоль не просматривается.

Зимняя форма, встречается в стоячих водоемах, лужах.

2. **L. globulosa** Francé 1897 (Табл. IV, рис. 20)

Francé, 1897: 240—242, fig. 76.

Домик шаровидный диаметром 10 мкм, в устье прямо срезан, прозрачный. Клетка почти круглая, не заполняет всего домика. Жгутик в два раза длиннее клетки. Ядро в передней части клетки, 1 сократительная вакуоль — в базальной.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

3. **L. ovata** Lemm., 1910 (Табл. IV, рис. 21)

Lemmermann, 1910: 360, Fig. 14; Francé, 1897: 240—242; Fig. 14 (L. globulosa).

Домик овальный, прозрачный, в устье прямо срезан, длиной примерно 15 мкм. Овальная клетка не занимает всего домика. Воротничок примерно в 2 раза короче тела клетки. Жгутик в 1,5 раза длиннее домика. Расположение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в болотных водах.

4. **L. obovata** Lemm., 1914 (Табл. IV, рис. 22)

Lemmermann, 1914: 84, Fig. 109.

Домик яйцевидной формы с более узкой базальной частью, небольшим горлышком, прозрачный, длиной 36—37 мкм, шириной устья 16—17 мкм, горлышка 15—16 мкм. Клетка заполняет почти весь домик и тоже яйцевидной формы. Жгутик почти в два раза длиннее тела клетки. Положение ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

5. **L. pacaudi** Bourrelly, 1953 (Табл. IV, рис. 23)

Bourrelly, 1953: 275, fig. 1—3

Домик в виде короткой амфоры с небольшим горлышком и закругленной базальной частью, с плотными коричневатыми стенками. Клетка занимает весь домик, длиной 6—8 мкм. Наружу выступает короткий воротничок. Жгутик длинный, в 2,5—3 раза длиннее тела клетки. Детали строения клетки не просматриваются.

6. **L. torulosa** Zhukov, 1978 (Табл. IV, рис. 24)

Zhukov, 1978: 119, Табл. I, рис. 10 а, б (Salpingoeca).

Домик неправильной формы, близкой к конической, с неровными морщинистыми стенками, прозрачный, желтоватого оттенка. Верхняя его часть расширена, стенки, загибаясь внутрь, образуют небольшую воронку. Устье домика (диаметром 2—2,5 мкм) расположено на дне воронки, его высота 20—25 мкм и примерно равна его ширине в верхней части домика. Клетка грушевидной формы, заполняет не весь объем домика и фиксирована в устье. Длина клетки 9,5—12 мкм, варотничок в 1,5, жгутик в 2—2,5 раза длиннее тела клетки. Ядро расположено медиально, 1 сократительная вакуоль ближе к переднему концу тела.

Встречается в мезотрофных водоемах.

7. **L. variabilis** Skuja, 1956 (Табл. IV, рис. 24 а — в)

Skuja, 1956: 310—311, Табл. IV, fig. 8—12

Домик изменчивой формы, бокаловидный или овальный, колокольчиковидный, конический, край устья или ровный, или скошенный, или волнистый. Стенки домика прозрачные, но инкрустированы большим количеством прилипших частиц, иногда желтоватые. Длина домика 9—15—19 мкм, ширина 7—10—12 мкм. Клетка овальной формы, редко обратно-яйцевидной, домик полностью не заполняет, длиной 7—12 мкм, воротничок короче тела клетки, редко равен ему. Жгутик в 2—3 раза длиннее тела. Ядро в передней части, 2 сократительные вакуоли в базальной части тела.

Встречается в планктоне вместе с водорослями.

8. **L. cuspidata** Kent, 1880 (Табл. IV, рис. 26)

Kent, 1880: 360, Taf. III, fig. 25.

Домик бокаловидный, или овальный с короткими выростами (5) в базальной части из которых средний самый длинный до 6 мкм, бесцветный длиной 12—15 мкм. Клетка грушевидной формы не заполняет всего домика. Воротничок сильно развернут в устье, жгутик в 1,5 раза длиннее тела. Положения ядра и сократительной вакуоли обычное.

Встречается в чистых стоячих водоемах.

9. L. ruttneri Bourrelly, 1952 (Табл. IV, рис. 27 а — в)

Bourrelly, 1952: 462—464

*Домик в форме усеченного конуса более узкого в апикальной части и расширенного в основании, от которого отходят 4—6 отростков в виде утончающихся лучей одинаковой длины и оканчивающихся небольшими вздутиями длиной 6—11 мкм. Отростки полые, такой же структуры что и домик. Стенки домика желтые или коричневые, шероховатые. Домик без отростков размером 6—8×6—10 мкм. Клетка обычного типа длиной 6 мкм. Воротничок равен 1/2 высоты домика, жгутик в два раза длиннее его. Ядро и сократительная вакуоль из-за плотных и окрашенных стенок не просматривается.

Встречается в олиготрофных и мезотрофных водоемах.

Следует отметить, что L. ruttneri внешне очень напоминают Salpingoeca urnula Skuja (nec. S. urnula Korschikov) — форму, прикрепленную к различным субстратам.

III. Род Polioeca Kent, 1880

Колониальные жгутиконосцы. Домики, соединяясь с помощью базальных стебельков, образуют древовидные колонии.

Род включает один вид.

P. dichotomata Kent, 1880 (Табл. V, рис. 1)

Kent, 1880: 360—361, Pl. III. fig. 27, 28; Pl. V fig. 20; Dunkerly, 1910; 189—191, fig. 3,4; Pl. VI, fig. 2 a — d, Pl. VII (P. dumosa)

Колониальный жгутиконосец, колонии древовидные, насчитывают до 15—20 индивидуумов. Домики удлиненно-колокольчиковидные бесцветные, прозрачные длиной 14—15 мкм с тонким и длинным стебельком в базальной части. При делении дочерняя клетка не уплывает, а прикрепляется к внутреннему краю материнского домика, формирует свой (домик) со стебельком и таким образом образуется колония.

Клетка круглая или овальная длиной 10—12 мкм с бокаловидным воротничком. Ядро и сократительная вакуоль имеют обычное расположение. Воротничок короче тела клетки, жгутик немного длиннее ее.

IV. Род Diploeca Ellis, 1929

Ellis, 1929: 68.

Домики имеют двойную стенку и разделяются на два отдела нижний и верхний. Наружный слой толстый, часто окрашенный, формирует нижнюю часть домика, внутренний прозрачный слой, кроме того образует горлышко. Расширенное устье горлышка может напоминать второй воротничок.

Определительная таблица видов

(форма домиков дается по их нижней части)

1. Домик удлиненно-овальный, с коротким горлышком . . . . . *D. placita* (стр. 53)
— Домик шаровидный, полусферической или близкой формы 2
2. Домик шаровидный, в базальной части иногда слегка уплощен . . *D. flava* (стр. 53)
— Домик полусферический, при виде сверху полигональный . . . . *D. angulosa* (стр. 53)

1. D. placita Ellis, 1929 (Табл. V, рис. 2)

Ellis, 1929: 68—86, Pl. 2, fig. 21.

Домик удлиненно-овальный, коричневатый, длиной 8 мкм, горлышко короткое высотой 2 мкм, в устье слегка расширенное. Клетка грушевидной формы заполняет почти весь домик, длинная шейка выходит из его устья. Воротничок хорошо развит.

Встречается в стоячих водоемах на водорослях и водных растениях.

2. D. flava (Korsch.) Bourr. 1968 (Табл. V, рис. 3)

Korschkov, 1926: 259—260, рис. 1 (Salpingoeca);
Bourrelly, 1968, Pl. 26, fig. 12—14

Домик шаровидный, иногда слегка уплощенный в базальной части, темно-коричневого цвета с довольной длинным горлышком. Вместе с горлышком домик имеет вид узкогорлой колбы. Общая высота домика примерно 10 мкм. Клетка заполняет весь домик, воротничок хорошо развит и примерно равен его высоте. Жгутик в 1,5—2 раза длиннее. Ядро и сократительная вакуоль не видны из-за толстой и окрашенной наружной стенки.

Встречается на водорослях (*Oedogonium, Mougeotia* и др.).

3. D.angulosa de Saed. 1927 (Табл. V, рис. 4 а, б)

de Saedeleer, 1927: 144—145, PL. I, fig. 16—18 (Salpingoeca).

Домик полусферический, при виде сверху полигональный, желтоватого или красно-коричневого цвета. Тонкое цилиндрическое горлышко с легким расширением в устье. Общая высота домика 9—11, ширина — 7,6—10 мкм, высота горлышка 3,5—5 мкм, его диаметр примерно 2—2,5 мкм. Воротничок и жгутик развиты хорошо. Ядро и сократительная вакуоль не просматриваются.

Подсемейство Siphosalpingoecinae

Жгутиконосцы живут в прозрачных трубчатых домиках, простых или дихотомически разветвленных, одиночные или колониальные. Воротничок один. Планктонные организмы.

Определительная таблица родов

1. Одиночные формы, живущие в простых неразветвленных трубчатых домиках . . . . Aulomonas (стр. 54)
— Колониальные формы, живущие в трубчатых, дихотомически разветвленных домиках . . . . Stelexomonas (стр. 54)

I. Род Aulomonas Lackey, 1942.

L a c k e y 1942 : 39

Род включает 1 вид.

1. A. purdyi Lackey, 1942 (Табл. V, рис. 5)

L a c k e y, 1942 : 39, fig. 3, 4

Клетка расположена в верхней части прозрачного трубчатого домика, прямого или слегка изогнутого, длиной 40—50 мкм, и диаметром по всей длине 5—6 мкм. Наружная его часть иногда инкрустирована прилипшими частицами.

Клетка овальной формы длиной 8—10 мкм крепится в верхней части домика с помощью тонких псевдоподиальных выростов, что не мешает ей иметь некоторую подвижность. Воротничок может высовываться полностью или быть невидимым т. к. клетка опускается вглубь домика. Воротничок примерно равен длине тела клетки, жгутик в 2—2,5 раза длиннее. Ядро ближе к базальной части тела, 1 сократительная вакуоль в базальной части.

Планктонный организм, встречается обычно в олиготрофных и мезотрофных водоемах в холодное время года.

II. Род Stelexomonas Lackey, 1942.

L a c k e y, 1942 : 39

Род включает 1 вид.

1. S. dichotomata Lackey, 1942 (Табл. V, рис. 6)

L a c k e y, 1942:39, fig. 1—2

Колониальный жгутиконосец. Клетки располагаются в верхних частях трубчатого, дихотомически разветвленного домика, равномерного по своему диаметру во всех частях. Домик прозрачный, стенки иногда инкрустированы прилипшими частицами. Его размер колеблется от 30 до 60 мкм.

Клетка овальной формы, длиной 8—10 мкм, крепится к стенкам домика с помощью тонких псевдоподиальных выростов, но обладает некоторой подвижностью. Воротничок или высовывается наружу или находится внутри домика. Жгутик в 2—2,5 раза длиннее тела клетки, воротничок примерно равен ей или немного больше. Ядро в переднем конце тела, 1 сократительная вакуоль в базальной части.

Планктонный организм, встречается в олиготрофных и мезотрофных водоемах в холодное время года.

Подсемейство Diplosigopsinae

Клетки в домиках с одним выходным отверстием (устьем), два протоплазматических воротничка. Прикрепленные организмы. В подсемейство включен один род, с теми же признаками.

Род Diplosigopsis Francé, 1987.

F r a n c é, 1987 : 242

Определительная таблица видов

1. Домик шаровидный со срезанным передним концом . . . . . . *D.francei* (стр. 55)
— Домик иной формы 2
2. Домик веретеновидный со срезанным передним концом . . . . . . *D.entzi* (стр. 55)
— Домик полусферический с уплощенной базальной частью . . . . *D.siderotheca* (стр. 56)

1. D.francei Lemm., 1903 (Табл. V, рис. 7)

L e m m e r m a n n, 1903 : 116; Francé, 1897, f. 78 (D.entzi)

Домик круглый, прозрачный, со срезанным передним концом, высотой 8 мкм. Клетка не заполняет всего домика. Жгутик почти в два раза длиннее тела клетки. Внутренний воротничок примерно в 1,5 раза длиннее тела, почти цилиндрический, наружный короче и широко раскрыт. Ядро в передней части клетки, 1 сократительная вакуоль в базальной части.

Встречается в стоячих чистых водоемах на нитчатых водорослях.

2. D.entzi Francé, 1987 (Табл. V, рис. 8)

F r a n c é, 1897 : 243, fig. 4; Lemmermann, 1910 : 364 (D.affinis)

Домик желтоватого цвета, веретеновидный, передний конец срезан, задний заострен. Высота примерно 15 мкм. Клетка не заполняет всего домика. Жгутик в 1,5 раза длиннее тела клетки, внутренний воротничок в 2,5 раза ее короче. Ядро в передней части клетки, 1 сократительная вакуоль в базальной части.

Встречается в стоячих чистых водоемах на нитчатых водорослях.

3. D.siderotheca Skuja, 1948 (Табл. V, рис. 9)

Skuja, 1948 : 303—304, Taf. XXXIV, fig. 25—27; 1956 : 311—312, Taf. LV, fig. 25—27

Домик полусферический, с толстыми коричневатыми слегка бугристыми стенками. Плоской базальной частью он прикрепляется к субстрату. Устье домика, из которого выходит тонкая шейка клетки, небольшое, диаметром 1,5—2 мкм. Ширина домика 8—12 мкм.

Клетка элипсовидная, почти полностью заполняет домик, протопласт плохо виден. Из отверствия (поры) домика выходит тонкая шейка высотой 5 мкм. и шириной 1,5—2 мкм. Внутренний воротничок высотой 10—12 мкм хорошо развит, в устье широко развернут; наружный значительно меньше, высотой 3—5 мкм. Ядро медиальное, 1—2 сократительных вакуоли в базальной части клетки.

Жгутиконосец часто поселяется на коловратках, диатомовых планктонных водорослях.

4.2. Отряд *Bicosoecida*.

Особенности строения. Положение в системе жгутиконосцев. Определитель отряда

Организмы, входящие в эту группу, также как и воротничковые жгутиконосцы, обладают своеобразием черт резко отличающих их от других золофлагеллат. Большинство протозоологов поэтому сохраняют за бикозоецидами статус отряда (Hollande, 1952; Honigberg et. al., 1964). Так же как и у воротничковых жгутиконосцев многообразие форм среди бикозоедиц образуется в основном за счет разнообразия домиков, их формы, архитектоники и разновидностей колоний. При этом клетка устроена одинаково (*рис. 8*). Яйцевидное или овальное тело жгутиконосца помещается в домике. Имеется два гетеродинамичных жгутика, один (апикальный) направлен вперед (вверх), другим (задним) клетка прикрепляется ко дну домика. Оба жгутика сократимы и способны спиралевидно скручиваться. Жгутики отходят апикально и слегка дорзально. Задний жгутик загибаясь плотно прилегает к телу по всей его длине и расположен в клеточной бороздке. При раздражении клетки фиксирующий жгутик сокращается и втягивает клетку в домик, сама клетка при этом также сокращается, передний жгутик спиралевидно скручивается. В спокойном состоянии жгутики распрямляются, передний конец клетки приближается к устью домика и образует протоплазматическую губу, часто высовывающуюся из домика. Ядро расположено в передней трети тела, пузырьковидного типа. Митохондрии с трубчатыми кристами. Сократительная вакуоль расположена в базальной части клетки. Сильно развитая система микротрубочек, расположенная под мембраной клетки, обеспечивает ее сократимость.

Домики бикозоецид часто напоминают таковые хризомонадовых водорослей и некоторых воротничковых жгутиконосцев. Очевидно в данном случае наблюдается явление конвергенции в эволюции данных флагеллат. По своим же цитологическим и ультраструктурным особенностям бикозоециды сближаются с хризофитовыми водорослями. Ряд авторов (Bourrelly, 1963; Hillard, 1971; Mignot, 1974) считают бикозоецид группой хризофитовых водорослей специализровавшейся на фаготрофии. Вопрос этот продолжает оставаться спорным и мы сохраняем бикозоецид в качестве самостоятельного отряда.

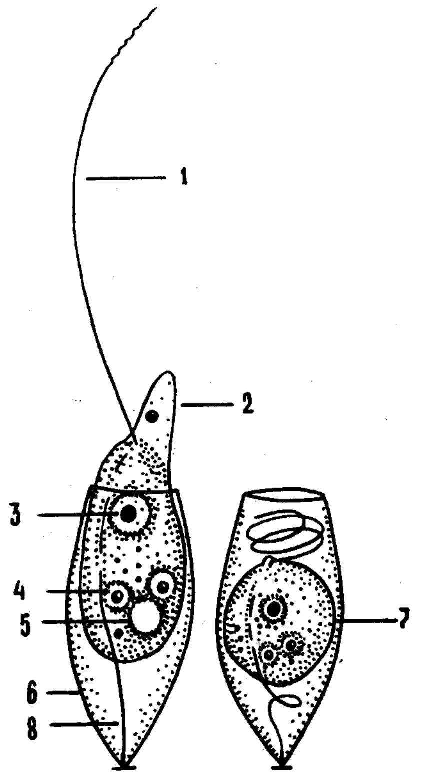


Рис. 8. Схема строения клетки *Bicoeca.*

1 — апикальный жгутик; 2 — воспринимающая пищу «губа»; 3 — ядро; 4 — пищеварительная вакуоль; 5 — сократительная вакуоль; 6 — домик; 7 — сократившаяся клетка; 8 — фиксирующий жгутик.

Среди бикозоецид существуют формы одиночные и колониальные, свободноплавающие и прикрепленные, с домиками прозрачными, бесцветными или окрашенными с четкими кольцевыми структурами. На этом основании бикозоецид разделяют иногда на 4 рода (Grassé et Deflandre, 1952; Pascher, 1942). Род *Bicoeca* (Clark) Stein — одиночные прикрепленные организмы с прозрачными и тонкостенными домиками; *Codomonas* Lackey — одиночные свободноплавающие планктонные формы, стенки домиков толстые, часто с кольцевыми структурами, окрашенные; *Poteriodendron* Stein — колониальные, прикрепленные, колонии древовидной формы; Stephanocodon Pascher — колониальные свободноплавающие, колонии звездчатой лучевидной формы. Однако при более тщательном изучении этой группы организмов обнаруживается, что перечисленные признаки непостоянны. Так, могут возникать временные колонии, а если брать за основной родовой признак структуру домика, как это делает Фотт (Fott, 1971), то неясностей возникает еще больше. Домик может быть окрашенным и бесцветным, что, очевидно, связано с присутствием солей железа в воде. Кольцевые структуры могут быть выражены в разной степени. В работе Кристиансена (Kristiansen, 1972) по ультраструктуре домика *B. crystallina* показано,

что даже такая форма с совершенно прозрачным и однородным домиком при наблюдении ее в световом микроскопе, имеет четкие кольцевые структуры, это обнаружил также и Миньон (Mignot, 1974) у *B. kepneri* и *B. lacustris*. Таким образом возможно, что все представители отряда обладают подобными структурами, но развитыми в разной степени. Следует добавить, что в настоящее время мы еще очень мало знаем об индивидуальной изменчивости домиков и их экологических вариациях. При всем разнообразии домиков строение самих клеток у всех указанных форм чрезвычайно единообразно.

На основании вышеизложенного мы считаем, как и Буррелли (Beurrelly, 1951), целесообразным сохранить в настоящее время все известные формы в одном роде *Bicosoeca*, а внутри его выделить 4 секции, не вкладывая в них какого-либо систематического смысла:

1. *Eubicoeca* — одиночные прикрепленные формы;
2. *Codomonas* — одиночные свободноплавающие формы;
3. *Stephanocodon* — колониальные планктонные формы;
4. *Poteriodendron* — колониальные прикрепленные формы.

ОТРЯД BICOSOECIDA GRASSE ET DEFLANDRE, 1952.

Одиночные или колониальные жгутиконосцы, планктонные или прикрепленные, с двумя гетеродинамичными жгутиками. Клетки помещены в домики. Задний жгутик прикрепляет клетку к основанию домика. Жгутики сократимы и способны спирально скручиваться. Ядро пузырьковидного типа, кинетопласт отсутствует, митохондрии с трубчатыми кристами. Размножение продольным делением. Половой процесс неизвестен. Цисты имеются.

Род Bicosoeca Clark, 1868

C l a r k, 1868 : 319 *(Bicoeca)*; Clark, 1868 : 309 *(Bikosoeca)*

Род имеет признаки отряда. В ряде работ (Belcher, 1975; Kristiansen, 1972; Mignot, 1974) по изучению ультратонкого строения бикозоецид получены новые данные по строению 3 видов, но в настоящее время не могут быть использованы ни для уточнения системы этих организмов, ни для создания определителей.

Определительная таблица видов

1. Одиночные организмы 2
— Клетки собраны в колонии 22
2. Свободноплавающие 3
— Прикрепленные (на водорослях, высших водных растениях и т. п.) 15
3. Домик без видимых структур 4
— Домик с четкой кольцевой поперечной исчерченностью, бесцветный или коричневый 9

4. Домик бесцветный или желтоватый, часто с приклеившимся к стенкам посторонними частицами 5
— Домик темно-коричневый, в виде амфоры с сильно раздутой средней частью и суженным в шейку устьем, 9—12 мкм длины . . . . . *B.urceolata* (стр. 60)
5. Домик цилиндрический или близкой формы 6
— Домик иной формы 7
6. Домик цилиндрический, с основанием сходящим на конус, длина 15—16 (20) мкм, ширина 7—8 мкм . . . . *B.cylindrica* (стр. 60)
— Основание закруглено, устье слегка раскрыто, длина 28 мкм, морской вид . . . . *B.pontica* (стр. 60)
7. Домик в виде конической воронки с широко раскрытым устьем 20—40 мкм длины, 19—57 мкм ширины . . . . *B.crystallina* (стр. 61)
— Домик колокольчиковидный или чашевидный 8
8. Домик колокольчиковидный, с расширенным устьем, 25—35 мкм длины, 11—15 мкм ширины, в средней части 11—21 мкм ширины . *B.campanulata* (стр. 61)
— Домик в виде неправильной чашечки, с широкораскрытым устьем, с волнистыми краями, длина 7—8 мкм, ширина в базальной части 5—6 мкм, в устье — 8—10 мкм . . . . *B.paropsis* (стр. 61)
9. Домик колокольчиковидный или в виде конической воронки 10
— Домик иной формы 11
10. Домик коричневатого цвета, 11—14 мкм длины, стенки источенные. Сократительная вакуоль в базальной части клетки . . . . *B.planctonica* (стр. 62)
— Домик бесцветный с нежной кольцевой исчерченностью 14—17 мкм длины. Сократительная вакуоль в передней части клетки . . . . *B.annulata* (стр. 62)
11. Домик цилиндрический, колпаковидный или близкой формы 12
— Домик в виде амфоры или близкой формы 14
12. Домик в виде неправильного цилиндра с волнистым контуром стенок и скошенным задним концом 13—14 мкм длины, 7—7,5 мкм ширина . . *B.fotti* (стр. 62)
— Домик в виде колпака или трубы 13
13. Домик в виде колпака с более или менее заостренным основанием, 14—25 мкм, длины, 10—15 мкм ширины . . . . *B.mitra* (стр. 62)
— Домик в виде трубы с широко развернутым устьем, 24—42 мкм длины, в цилиндрической части 5—9,5 мкм ширины, устье 17—23 (38) мкм ширины . . . . *B.tubiformis* (стр. 63)
14. Домик в виде амфоры с заостренным основанием, 15—20 мкм длины, 9—15,5 мкм ширины, диаметр устья 7—11,5 мкм . . . . . . *B.turrigera* (стр. 63)
— Домик в виде короткой амфоры с закругленным основанием расширенный в средней части, 11—14 мкм длины, 11—15 мкм ширины . . . . *B.depucquesiana* (стр. 63)
15. Домик без стебелька или с очень коротким стебельком 16
— Домик со стебельком 19
16. Домик элипсовидный, яйцевидный или овальный 17
— Домик цилиндрический или в виде узкой вазы 18
17. Домик элипсовидный или яйцевидный с заостренным основанием, 8—12 мкм длины, 4—5,5 мкм ширины . . . . *B.lacustris* (стр. 64)
— Домик овальный, с короткой и толстой ножкой, 10—12 мкм длины . . . . *B.ovata* (стр. 65)
18. Домик цилиндрический с заостренным основанием, 8—10 мкм длины. Морской вид . . . . *B.griessmanni* (стр. 65)
— Домик в виде узкой вазы, заостренной в основании, устье расширено, 11—13 мкм длины, 4—6 мкм ширины.
Эпибионт B.planctonica . . . . *B.synoica* (стр. 65)
19. Домик конической или близкой формы, с длинным стебельком, длина домика (без стебелька) 15—25 мкм . . . . *B.conica* (стр. 65)
— Домик иной формы 20
20. Домик цилиндрический, пальцевидный, с коротким стебельком, 12 мкм длины, 5 мкм ширины. Морской вид . . . . *B.mediterranea* (стр. 66)

— Домик элипсовидный, овальный или яйцевидный 21
21. Домик элипсовидный или в виде вазы с заостренным нижним концом, в устье слегка сужен, стебелек длинный, длина домика 13—15 мкм . . *B.exilis* (стр. 66)
— Домик овальный или яйцевидный, стебелек короче домика, тело монады прочно связано с устьем домика, длина 14—15 мкм . . . . . . *B.kepneri* (стр. 66)
22. Колонии свободноплавающие 23
— Колонии прикрепленные, древовидные 25
23. Колонии звездчатые с радиальным строением, правильные, домики колбовидные 20—25 мкм длины . . . . *B.socialis* (стр. 67)
— Колонии звездчатые, чаще всего неправильные 24
24. Домики цилиндрические, нижняя часть закруглена, 24—30 мкм длины, 7—8 мкм ширины . . . . *B.stellata* (стр. 67)
— Домики в виде колбы с коническим основанием и суженным верхом, 12—14 мкм длины . . . . *B.irregularis* (стр. 67)
25. Домики со стебельками, прикрепленными с их помощью к материнским, кубковидные, 10—12 мкм длины . . . . *B.petiolata* (стр. 68)
— Домики без стебелька, соединены с материнскими непосредственно заостренным базальным концом, 15—19 мкм длины . . . . . *B.dinobryoidea* (стр. 68)

1. **B.urceolata** Fott, 1941 (Табл. V, рис. 10 а, б)

F o t t, 1941 : 63—64, fig 10—13; B a u r r e l l y 1951 : 77, fig. 4.

Домик в виде короткой амфоры, в средней части сильно раздут, к устью сужен, образуя своего рода горлышко. Нижняя половина домика коническая, основание круглое или прямо срезанное. Стенки толстые, коричневые, шероховатые без видимых структур, с неравномерной источенностью. Длина 9—10 мкм, ширина средней части 7—10 мкм. Форма домика сильно изменчива. Клетка овальная, 4,5—5 мкм длины. Передний жгут в 2—3 раза длинее тела.

Встречается в эвтрофированных водоемах. Чехословакия, Франция.

2. **B.cylindrica** (Lackey) Bourr., 1951. (Табл. V, рис. 11)

L a c k e y, 1939 : 140, fig. 37—38 *(Domatomonas)*; B o u r r e l l y, 1951 : 79.

Домик цилиндрический, в основании сужен и заострен. Стенки прозрачные без видимых структур, обычно с прилипшими посторонними частицами. Длина 15—20 мкм, ширина 7—8 мкм. 1 (2) сократительная вакуоль в базальной части клетки.

Часто встречается в загрязненных водах. В Союзе отмечен впервые в августе 1975 года в р. Каме, район г. Березники, pH — 7,38, O_2—6,18 мг/л, температура 14,8°.

3. **B.pontica** Valkanov, 1970. (Табл. V, рис. 12)

V a l k a n o v, 1970 : 276, fig. 40.

Домик цилиндрический или удлиненно-бокаловидный, с закругленным основанием и слегка развернутым устьем. Прозрачный, 28 мкм длины. Клетка овальная, примерно 8 мкм длины. Ядро в передней части клетки. Сократительная вакуоль неизвестна. Двигательный жгутик в 3 раза длиннее клетки. Черное море, соленость 7—15°С. Особенно обильно развивается в культурах с загнивающими водорослями.

4. **B.crystallina** (Lackey) Skuja 1956. (Табл. V, рис. 13а—2)

L a c k e y, 1942 : 196, fig. 2а-в *(Domatomonas);* B o u r r e l l y, 1953 : 533—534, fig. 1—2 (B.campanulata); Skuja, 1956 : 306, Taf. LIV. fig. 1—5.

Домик в виде конической воронки, с широкораскрытым устьем, с боков более или менее вогнут, редко слегка выпукл, основание заострено или закруглено. Длина 20—40 мкм, ширина 19—57 мкм. Стенки домика тонкие, нежные и прозрачные. Клетка яйцевидной или овальной формы, 8—12 мкм длины, 4—10 мкм ширины, передний конец скошен. Двигательный жгутик в 2—3 раза длиннее тела. 2 сократительные вакуоли в нижней половине клетки. Ядро медиальное. Обе из дочерних клеток никогда не покидают материнского домика и одна из них формирует новый внутри последнего. Таким образом образуются временные колонии из вставленного друг в друга домиков (обычно из 2).

Встречается чаще всего в весеннем и осеннем планктоне. Впервые в СССР обнаружен в Рыбинском водохранилище, май 1975 г., t° воды 19,5°.

5. **B.campanulata** (Lackey) Bourr., 1953. (Табл. V, рис. 14а-в)

L a c k e y, 1942 : 196—199, fig. 2а-в *(Domatomonas);*
B o u r r e l l y, 1953 : 533—534, fig, 1—2; 1956 : 304

Домик колокольчиковидный, устье расширено, основание закруглено, часто с коротким выступом. Длина 25—36 мкм, ширина в средней части 11—15 мкм, диаметр устья 17—21 мкм. Стенки домика тонкие и прозрачные, бесцветные или желтоватые, гладкие или шероховатые. Иногда просматриваются очень тонкие кольцевые структуры. Клетка круглая или яйцевидная, 9—15 мкм длины, 6—11 мкм ширины. Двигательный жгутик у молодых особей может быть в 4 раза длиннее тела, у старых в 1,5—2 раза. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части тела, ядро мочти центрально. Встречается в весеннем планктоне.

6. **B.paropsis** Skuja, 1956 (Табл. V, рис. 15а-в)

S k u j a, 1956 : 305, Taf. LIII. fig. 37—39

Домик в виде неправильной чашечки с широкораскрытым устьем, края устья волнистые. Нижняя часть домика оттянута и закруглена. Стенки тонкие, бесцветные или золотисто-коричневые, гладкие или слегка морщинистые. Длина домика 7—10 мкм, ширина в базальной части 5—6 мкм, в устье 8—10 мкм. Клетка овальная, 3—4 мкм длины, передний конец срезан. Двигательный жгутик в 2—3 раза длиннее тела. Вид описан из весеннего планктона, Швеция.

7. **B.planktonica** Kisselew, 1931 (Табл. VI, рис. 1а-в).

Kisselew, 1931 : 235—236, 238, fig. 1a-e; Skuja, 1948 : 298—299, Taf. XXXIV, fig. 6—11 (B.multiannulata);
Bourrelly, 1951 : 76 *(B.planktonica var. multiannulata)*.

Домик конический или колокольчиковидный, желтоватый или коричневый, реже бесцветный, с выступом (сосочком) в основании. Стенки домика в средней части могут быть вогнуты, вблизи устья расположены параллельно, устье слегка сужено. Домик имеет четкую кольцевую исчерченность, 10—12 и больше колец, источен. Длина 11—14 мкм, в самой широкой части до 13—14 мкм. Клетка овальная, 3—5 мкм длины. Двигательный жгутик может быть в 3—4 раза длиннее тела. 1 сократительная вакуоль в базальной части клетки. Встречается в прудах, реках, водохранилищах, обычный вид.

8. **B.annulata** (Lackey) Bourr., 1951(Табл. VI, рис. 2а, б)

Lackey, 1939 : 140, fig. 31—36 (*Codomonas*);
Bourrelly 1951 : 76

Домик колокольчиковидный, бесцветный, с нежной поперечной кольцевой исчерченностью. Длина 14—17 мкм. Клетка овальная. Двигательный жгутик в 3 раза длиннее тела. Сократительная вакуоль в передней части клетки.

Встречается в чистых водоемах.

9. **B.fotti** Bourr., 1951 (Табл. VI, рис. 3).

Bourrelly, 1951 : 78—80, fig. 23.

Домик в виде неправильного цилиндра, с 1—2 волнистыми изгибами по бокам, косо срезанное основание заканчивается сосочком. Кольцевые структуры с мало заметной источенностью. Домик светло-желтого цвета, 13—14 мкм длины, 7—8 мкм ширины. Клетка овальная. 2 медиальные сократительные вакуоли. Жгутик в два раза длиннее домика.

Встречается в осеннем планктоне.

10. **B.mitra** Fott, 1945 (Табл. VI, рис. 4а-в).

Fott, 1945 : 5—7, fig, 3a-d; Skuja, 1956 : 303, Taf. LIII, fig. 27—30 (B.mitra var suecica).

Домик в виде колпака, бесцветный, с поперечной кольцевой исчерченностью. Длина 14—15 мкм, ширина 10—15 мкм. Клетка овальная, передний конец косо срезан. Двигательный жгутик в 3—4 раза длиннее клетки. Сократительная вакуоль в нижней части тела. Цисты шаровидные, с толстой бородавчатой оболочкой.

Буррелли (Bourrelly, 1951) отмечает, что у старых особей домик желтоватый, у наблюдаемых им экземпляров жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела. Скуйя (Skuja, 1956) описал вариацию этого вида, отличающуюся закругленным основанием желтоватого домика, принимающего иногда форму цилиндра. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части тела. Длина домика 9—20 мкм, ширина 9—11 мкм.

Встречается в сравнительно чистых водоемах. β-мезосапроб.

11. **B.tubiformis** Skuja, 1956 (Табл. VI, рис. 5)

Skuja, 1956 : 305, Taf. LIII. fig. 36.

Домик в виде трубы с широкоразвернутым устьем. Базальная часть кругло-заостренная, иногда слегка расширена с коротко заостренным концом, в этом случае плане она имела вид ромба. Длина 24—42 мкм, ширина в средней цилиндрической части 5—9,5 мкм, диаметр устья 17—38 мкм. Стенки домика чаще всего бесцветные, реже слегка желтоватые с тонкой кольцевой исчерченностью, примерно 5—7 колец на 10 мкм. Клетка овальная, 8—12 мкм длины, 5—7 мкм ширины, передний конец косо срезан. 2 сократительные вакуоли в базальной части клетки. Двигательный жгутик в 3—4 раза длиннее клетки.

Встречается в весеннем планктоне, реже летом.

В СССР впервые отмечена для Иваньковского водохранилища май, 1975 г., t° воды 13,5°.

12. **B.turrigera** Nygaard, 1949 (Табл. VI, рис. 6а, б).

Nygaard, 1949 : 176—177, fig. 107 a-k.

Домик в виде амфоры с заостренной конической базальной частью. Верхняя часть домика чаще цилиндрическая, иногда слегка сходящая на конус, средняя — раздутая. На конце базальной части всегда имеется сосочек. Стенки домика чаще всего бесцветные, иногда бледно-желтые, плотные, с поперечной кольцевой исчерченностью, с легкой бугристостью, совпадающей с расположением кольцевых структур. Верхняя часть имеет 8—10 колец на 5 мкм, базальная 5—6 на 5 мкм. Длина домика 15,5—20 мкм, ширина 9—15,5 мкм, диаметр устья 7—11,5 мкм. Клетка овальная или яйцевидная, 4—8 мкм длины. Ядро центральное. Сократительная вакуоль неизвестна. Двигательный жгутик примерно в 4 раза длиннее клетки, фиксирующий жгутик в 2,2 раза.

Описан из пресных вод Дании, осенний планктон. Экология: t° воды 13—15,6°; pH 7,0—7,2; CaOH — 63,3—68,6 мг/л; PO_4 — P — 0,05—0,06 мг/л; NH_3-N 0,15—0,3 мг/л.

13. **B.depucquesiana** Bourr., 1951 (Табл. VI, рис. 7 а, б).

Bourrelly, 1951 : 77—78, fig. 8—15.

Домик в виде короткой амфоры, расширенный в средней части, с низким горлышком, с вогнутыми стенками в верхней половине, нижняя половина округла. Основание часто плоское, реже закруглено и имеет внутри хорошо за-

метный выступ, к которому прикрепляется жгутиконосец. Стенки домика коричневые, с тонкой и плотной кольцовой исчерченностью, с истонченностью по ходу колец. Число кольцевых структур 10—13 на 10 мкм. Длина домика 11—14 мкм, ширина 11—15 мкм, диаметр устья 4—6 мкм. Клетка овальная или шаровидная. 2 медиальных сократительных вакуоли. Двигательный жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела клетки.

Встречается в прудах и озерах, обильна в осеннем планктоне.

14. **B.lacustris** (Clark) Skuja, 1948 (Табл. VI, рис. 8).

Clark, 1868 : 311—312, Taf. XI, fig. 33a-c (Bikosoeca);
Zacharias, 1894 : 71—72, Taf. I, fig. 5-5a (B.oculata);
Skuja, 1948 : 297—298, Taf. XXXIV. fig. 1—5.

Домик элипсовидный или яйцевидный с заостренным нижним концом и суженным устьем. Длина 9—12 мкм, ширина 4,0—5,5 мкм. Стенки домика тонкие, прозрачные бесцветные, без видимых структур. Клетка чаще яйцевидная. Ядро медиальное. Сократительная вакуоль в нижней части тела. Двигательный жгутик в 2—3 раза длиннее клетки. Самый обычный представитель отряда, встречается во всех типах водоемов, в морской воде. Постоянно обнаруживается в течение всего летнего сезона, но максимум развития приходится на весну и осень. В качестве субстрата предпочитает диатомовые водоросли, но встречается и на других, на высшей водной растительности, детрите. В Рыбинском и других волжских водохранилищах поселяется преимущественно на *Melosira, Asterionella* и *Stephanodiscus*. Отмечен для многих водоемов Зап. Европы, Сев. Америки, СССР.

Необходимо добавить, что несмотря на обычность и повсеместную встречаемость этого вида разные исследователи описывают его не вполне однозначно. Причины заключаются с одной стороны в недостаточно полном описании Кларка (Clark, 1868), который, очевидно, описал не один вид, а два под одним и тем же названием (его рис. 33а — *B.lacustris* в нашем понимании, рис. 33 — очевидно, форма, близкая к *B.exilis*). С другой, организм, приведенный Леммерманом (Lemmermann, 1910) как *B.lacustris* взят из работы Бючли (Bütschli 1878) и, хотя напоминает *B.lacustris*, но у Бючли это колониальный организм *Poteriodendron*. Во избежание дальнейшей путаницы мы считаем целесообразным принять *B.lacustris* как вид, соответствующий описанию Скуйя (Skuja, 1948). Наша трактовка этого вида отличается от таковой названного автора лишь одним. Скуйя считает, что *B.lacustris* чаще всего не имеет стебелька и непосредственно прикрепляется к субстрату основанием домика, но при поселении на студнеобразных субстратах может образовывать стебелек, проникающий внутрь студнеобразной массы. Мы же, в течение ряда лет наблюдавшие этот организм в водохранилищах Волги, подобного явления ни разу не смогли заметить. Впрочем и у Скуйя в норме домик *B.lacustris* стебелька не имеет.

15. **B.ovata** Lemm., 1914 (Табл. VI, рис. 9)

Lemmermann, 1914 : 67, fig. 91

Домик овальный, передний конец прямо срезан, основание закруглено, с короткой и толстой ножкой-стебельком, с кнопковидными утолщениями на концах. Стенки прозрачные, без видимых структур. Длина 7—8 мкм. Передний жгутик в 3 раза длиннее клетки. Сократительная вакуоль в нижней части клетки.

Встречается в стоячих водах в СССР отмечен для мелководной зоны Рыбинского водохранилища.

Фотт (Fott, 1971) приводит свой рисунок *B.ovata* не давая описания. При общем сходстве с формой Леммермана его форма отличается присутствием двух сократительных вакуолей — одна в базальной, другая в апикальной частях клетки.

16. **B.griessmanni** (Griess.) Bourr., 1951 (Табл. VI, рис. 10)

Griessmann 1914 : 36—41, fig. 14—15 (B.pocillum);
Bourrelly, 1951 : 81

Домик цилиндрический, к основанию конусовидно сужен, бесцветный, без видимых структур, 8—10 мкм длины, прикреплен к субстрату непосредственно заостренным основанием. Клетка овальная, 4—5 мкм длины. Двигательный жгутик может достигать 20—25 мкм длины. Морской вид.

17. **B.synoica** Skuja, 1956 (Табл. VI, рис. 11)

Skuja 1956 : 303, Taf. LIII, fig. 24в.

Домик в виде узкой вазы, заостренный в основании, устье расширено, стенки домика нежные, бесцветные. Длина 11—13 мкм, ширина 4—6 мкм, диаметр устья 6—8 мкм. Клетка овальная, передний конец косо срезан. 2 сократительные вакуоли в базальной части клетки. Двигательный жгутик в 2—2,5 раза длиннее тела.

Встречается в осеннем планктоне, эпибионт Швеция.

18. **B.conica** Lemm., 1914 (Табл. VI, рис. 14а-в)

Lemmermann, 1914 : 71, fig. 93.

Домик конический или близкой формы, иногда в виде неширокой вазы, сидящей на длинном стебельке. Стенки домика прозрачные, нежные, без видимых структур. Длина без стебелька 15—25 мкм, ширина 11—14 мкм, стебелек 30—60 мкм. Клетка овальной формы с хорошо развитой протоплазматической губой, 9—14 мкм длины (без губы). Ядро медиальное. 1 сократительная вакуоль в базальной части клетки. Двигательный жгутик у взрослых особей в 2,5—3,5 раза длиннее клетки.

3 Заказ 67

Встречается в стоячих водоемах. Зап. Европа. В СССР впервые обнаружен в Рыбинском водохранилище и в прилегающих водоемах в мае 1957 года. Как отмечает Леммерман, B.conica — катароб, мы же отмечали массовое развитие этого жгутиконосца в аквариумах с содержанием фенола 4 мг/л.

19. B.mediterranea Pavillard, 1916 (Табл. VI, рис. 12)

Pavillard, 1916 : 67—68, fig. c.

Домик цилиндрический, пальцевидной формы с коротким (очень редко до 12 мкм) стебельком. Домик 12 мкм длины, 5 мкм ширины и по размерам значительно превосходит клетку. Стенки прозрачные, без видимых структур. Стебелек оканчивается своеобразной присоской, причем стебельки могут отходить от одного диска-присоски, хотя в этом случае жгутиконосцы совершенно независимы друг от друга. Встречаются и одиночные домики. Клетка овальной или почковидной формы.

20. B.exilis Penard, 1921 (Табл. VI, рис. 13а-в)

Penard, 1921 : 105—168, PL. V. fig. 9—13.

Домик элипсовидный или в виде вазы с заостренным нижним концом, в устье сужен. 13—15 мкм длины. Стебелек примерно равен длине домика. Стенки прозрачные, без видимых структур. Ядро медиальное. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в прудах. Зап. Европа. В СССР впервые отмечен в мелководной зоне Рыбинского водохранилища, июнь 1975 г., на нитчатых водорослях.

21. B.kepneri Reynolds, 1927 (Табл. VII, рис. 1).

Reynolds, 1927 : 54—59, Pl. VII, fig. 1а-в, 3, 5, 7.

Домик овальный или яйцевидный, прозрачный, эластичный, без видимых структур, стебелек обычно короче домика. Длина домика 15 мкм. Клетка грушевидной формы, 10 мкм длины, 6 мкм ширины. Сократительная вакуоль в базальной части тела. Двигательный жгутик примерно в три раза длиннее клетки.

Чаще всего поселяется на *Tribonema, Coelospherium.* Следует отметить, что форма домика B.kepneri близка к таковой *B.exilis* и *B.lacusfris* (без стебелька). Резко же отличается данный организм от названных связью тела с устьем и эластичностью домика. При сокращении фиксирующего жгутика домик вслед за телом организма округляется и устье его почти закрывается. Далее, судя по рисунку Рейнольда (1в), сократимостью обладает и стебелек домика, факт неизвестный для других прикрепленных *Bicosoeca.*

22. B.socialis (Lauferborn) Skuja, 1956. (Табл. VII, рис. 2).

Lauferborn, 1898 : 8—12, Taf. I, fig. 3—5; Pascher, 1942 : 107, Abb. 27, 28 (Stephanocodon); Skuja : 307, Taf. LIV, fig. 10—12.

Домики собраны в лучевидные, звездчатые колонии с радиальным строением, колонии правильные, домики соединяются своими основаниями. Количество организмов в колонии может колебаться от 6 до 30, диаметр колонии от 40 до 60 мкм. Домик колбовидный, с закругленным нижним концом без какого-либо выступа или стебелька. Длина домика 20—25 мкм, ширина 6—9 мкм. Стенки домика тонкие, очень нежные, прозрачные, бесцветные. Клетка 8—13 мкм длины, 6—7 мкм ширины. Двигательный жгутик в 2—2,5 раза длиннее тела. Ядро медиальное. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водах в различное время года, но чаще весной и осенью. В СССР отмечен впервые в мелководной зоне Рыбинского водохранилища, май 1975 г., температура воды 14°.

23. B.stellata Bourr., 1951 (Табл. VI, рис. 15а, б)

Bourrelly, 1951 : 80—81, fig. 24—27.

Колонии лучевидной формы, неправильные. Домики фиксируются своими основаниями, но место их прикрепления на соседних различно. Число особей в колонии колеблется от 4 до 16. Домики гладкие, прозрачные, бесцветные, цилиндрические с закругленным основанием, 24—30 мкм длины, 7—8 мкм ширины. Клетка 7—12 мкм. Двигательный жгутик примерно равен длине домика. Ядро медиальное. 1 базальная сократительная вакуоль.

Описана автором из озера Сен-Мандэ (Франция) со щелочной реакцией, довольно часто встречается весной (*Bourrelly,* 1951). Буррелли же приводит форму *B.stellata* (см. табл. VI) из лесной лужи с кислой реакцией. Автор сомневается, то ли это вариация систематического порядка, то ли экологическая раса. *B.stellata fo* отличается от типичной формы размером домика, 18—20 мкм длины, 7—8 мкм ширины и присутствием двух апикальных сократительных вакуолей. Если принимать положение сократительных вакуолей и их число за важный признак, то эта форма должна быть выделена в новый вид.

24. B.irreqularis (Pascher) Bourr., 1951 (Табл. VII, рис. 3а-в)

Pascher, 1942 : 107, fig. 29—30 (Stephanocodon);
Bourrelly, 1951 : 82.

Колонии лучевидные, чаще всего неправильной формы, редкие правильные колонии имеют звездчатую форму и состоят из домиков, расположенных в одной плоскости. Домики в виде колбы с коническим основанием, с легким сужением к устью. Длина 12—14 мкм, стенки прозрачные, без видимых структур. Общий план строения клетки как у B.socialis.

Встречается в хорошо прогретых водах.

25. **B.petiolata** (Stein) Bourr., 1951 (Табл. VII, рис. 4).

Stein, 1878. Taf. XI, fig. 8—11 (*Poteriodendron petiolatum*); Pringsheim, 1946 : 331—337 (P.petiolata);
Bourrelly, 1951 : 81; Skuja, 1956 : 307, Taf. LIV. fig. 6—9.

Колонии древовидные, дочерние домики прикрепляются к внутренним стенкам материнских с помощью стебельков. Домики кубковидной формы со стебельчатой частью разной длины. Длина домика (без стебелька) 10—20 мкм, ширина 6—9 мкм, стебельки 10—60—100 мкм длины. Стенки домика толстые бесцветные. Клетка 6—10 мкм длины, 5—8 мкм ширины, яйцевидной или овальной формы. Двигательный жгутик в 1,5—4 раза длиннее клетки. Ядро медиальное. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части тела.

Встречается большей частью в чистых водоемах на различных растениях.

26. **B.dinobryoidea** Lemm., 1914 (Табл. VII, рис. 5).

Lemmermann, 1914 : 71, fig. 94, Pascher, 1942 : 107, fig. 31—33 (*Codonodendron*).

Колонии древовидные, как у Dinobryon. Дочерние домики прикрепляются своим основанием к верхней части материнского. Домики в виде колбы, суженной в передней части и заостренной в основании. Стенки домика прозрачные, без видимых структур. Длина 15—19 (25) мкм. Двигательный жгутик примерно в 1,5 раза длиннее тела. Сократительная вакуоль в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водах, на нитчатых водорослях, детрите. Олигосапроб или катароб.

4.3. Отряд *Kinetoplastida*.

Особенности строения. Положение в системе жгутиконосцев. Проблемы современной классификации (систематики) бодонид. Определитель отряда Kinetoplastida.

Бодоподобные свободноживущие жгутиконосцы вместе с паразитическими трипаносомами были в 1963 г. выделены в новый отряд *Kinetoplastida* Honigberg (Honigberg et al., 1963). Все свободноживущие кинетопластиды входят в подотряд *Bodonina*, представители которого и рассматриваются в настоящей главе.

В подотряд *Bodonina* объединены в основном одиночные (редко колониальные) жгутиконосцы с двумя гетеродинамичными жгутиками, отходящими от переднего конца тела из жгутикового кармана *(рис. 9)*. Плавающий жгутик направлен вперед, рулевой — назад. Жгутики имеют параксиальный тяж. На переднем конце имеется оформленное ротовое отверстие (цитостом). У всех представителей хорошо развита митохондриальная сеть и имеется кинетопласт. Наличие этой органеллы и послужило причиной образования отряда Митохондрии с

пластинчатыми кристами. Цитоскелет из фибриллярных микротрубочковых образований развит хорошо, особенно в зоне переднего конца. Ядро пузырьковидного типа расположено в передней трети тела. Сократительная вакуоль обычно в передней части тела и опорожняется в жгутиковый карман. Жизненный цикл простой, состоит из трофической стадии и цисты. Размножение продольным делением. Питаются в основном бактериями, имеются хищники, поедающие других жгутиконосцев.

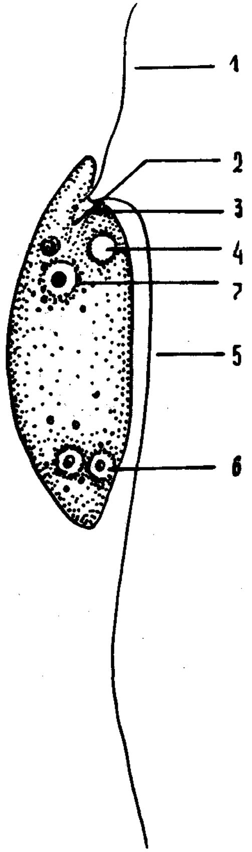


Рис. 9. Схема строения клетки *Bodo*

1 – плавательный жгутик; 2 – кинетопласт; 3 – цитостом; 4 – сократительная вакуоль; 5 – рулевой (задний) жгутик; 6 – пищеварительные вакуоли; 7 – ядро.

Бодониды, т. е. ползающие и плавающие формы с двумя гетеродинамичными жгутиками, всегда выделялись в самостоятельную группу обычно на уровне семейства или даже отряда (Lemmermann, 1910; 1914; Calkins, 1926; Huber-Pestalozzi, 1941; Hollande, 1953 и др.). В составе семейства их обычно помещали в отряд *Protomonadida* или *Protomastigina*. Однако, как уже говорилось выше, с развитием электронно-микроскопических исследований (Pitelka, 1963) и новыми данными о кинетопласте (кинетонуклеусе старых авторов) группа бодонид выделилась, наряду с трипаносомами, в самостоятельный отряд. Введение в качестве одного из основных систематических признаков кинетопласта конечно сразу сократило число истинных бодонид. В старом их понимании это просто организмы с двумя жгутиками, направленными в разные стороны (вперед — назад), ползающие или плавающие. Электронно-микроскопические данные (Burzell, 1973; 1975; Vickermann, 1976; Eyden, 1977; Brugerolle et al., 1977; Brugerolle et al., 1979) позволили уточнить признаки, объединяющие типичных бодонид-кинетопластид. Действительно на уровне ультраструктуры (кинетопласт и митохондриальная сеть, система микротрубочек цитостомального комплекса и жгутикового аппарата, взаимное расположение других органелл) вырисовывается группа жгутиконосцев с родственными филогенетическими признаками и это, пожалуй, не вызывает сомнений или серьезных критических замечаний. С другой стороны возникла новая проблема у протозоологов-гидробиологов, определяющих бодоподобных жгутиконосцев в световом микроскопе. Целая группа бодоподобных двужгутиковых форм оказалась не кинетопластидами, хотя их внешние морфологические признаки поч-

ти не отличаются (в световом микроскопе) например, от типичных кинетопластидных бодо. В связи с этим необходимо четко определить признаки типичных бодо с митохондрион-кинетопластной системой отличающие их на уровне световой микроскопии от близких внешне бодоподобных жгутиконосцев. Одним из основных признаков на таком уровне, наряду с положением жгутиков, характером движения, очевидно следует считать наличие оформленного ротового отверстия (цитостома). В этой ситуации значительное число видов, в особенности из рода *Bodo* необходимо изъять и изменить существующие для этих групп определители (Lemmermann, 1910, 1914; Жуков, 1971). Мы предлагаем вернуть в литературу для этой цели таксон *Heteromita* Ehrenberg, 1938, являющийся ранее одним из синонимов рода *Bodo* (Ehrenberg) Stein. Однако часть «сомнительных» бодо мы вынуждены в настоящее время сохранить в системе.

Говоря о родственных связях бодонид следует отметить следующее. Недавние анализы электронно-микроскопических данных (Kivic et Walne, 1984; Brugerolle, 1985) позволили выявить ряд общих черт в строении эвгленовых водорослей и бодонид. Обе группы имеют два жгутика, снабженных параксиальной фибриллой сходной структуры; жгутики выходят из жгутикового кармана; имеются три типа фибрилл; митохондрии образуют сеть с характерными кристами; общий характер ядерного деления. Есть конечно и отличия. Но общность перечисленных выше черт уже позволяет сделать вывод о родстве этих групп. Можно предположить, что бодониды и эвглены эволюировали от общих предков, очевидно более простых, чем современные бодониды. По крайней мере в системе мастигофор эти два такосна должны находиться рядом.

В настоящее время система пресноводных свободноживущих бодонид нам представляется следующим образом:

ОТРЯД KINETOPLASTIDA HONIGBERG, 1963.

Подотряд Bodonina

СЕМЕЙСТВО *BODONIDAE* BÜTSCHLI, 1893.

Подсемейство Bodoninae Bütschli, 1893.

Род **Bodo** (Ehrenberg) Stein, 1878.
Род **Parabodo** Skuja, 1939.
Род **Pleuromonas** Perty, 1852.
Род **Rhynchomonas** Klebs, 1892.

Подсемейство Cryptobiinae Bütschli, 1883.

Род **Cryptobia** Laidy, 1846.
Род **Dimastigella** Sandon, 1928.

СЕМЕЙСТВО *CEPHALOTHAMNIIDAE* ZUKOV, 1987.

Род **Cephalothamnion** Stein, 1878.

В данной системе не представлены морские представители бодонид — род **Rhynchobodo** Lackey, 1942 и род **Cruzella** Faria, Cunha, Pinto, 1922. В составе insertae sedis сохраняются следующие роды: **Procryptobia** Vickermann, 1978; **Phanerobia** Skuja, 1948 (по внешним признакам близок к **Dimastigella**); **Archaeobodo** Massart, 1920.

Подотряд Bodonina Hollande.

Свободноживущие, ползающие или плавающие, реже прикрепленные жгутиконосцы и с двумя гетеродинамичными жгутиками имеющие параксиальную фибриллу. Жгутики выходят апикально из жгутикового кармана. Имеется кинетопласт или митохондрион. Митохондрии с пластинчатыми кристами. Обычно имеется оформленное ротовое отверстие (цитостом). Ядро пузырьковидного типа. Цисты с прозрачной тонкой стенкой.

Определительная таблица основных родов подотряда Bodonina.

1. Ползающие, плавающие или временно прикрепленные, одиночные формы . . . 2
   — Прикрепленные колониальные формы . . . . . . *Cephalothamnion* (стр. 81)
2. Ползающие и плавающие формы 3
   — Временно прикрепленные к субстрату с помощью рулевого жгутика или плавающие формы . . . . *Pleuromonas* (стр. 78)
3. 2 гетеродинамичных жгутика видимы в световой микроскоп 4
   — 1 рулевой жгутик видим в световой микроскоп, на переднем конце клетки протоплазматический хоботок . . . . *Rhynchomonas* (стр. 79)
4. Оба жгутика свободны 5
   — Рулевой жгутик соединен с клеточной мембраной по всей длине тела 6
5. На переднем конце имеется хорошо развитый рострум, иногда слегка загнутый к брюшной стороне, цитостом в основании рострума . . . . *Bodo* (стр. 72)
   — Рострум слабо развит, передний конец часто раздвоен, цитостом и жгутиковый карман обычно на одном уровне . . . . *Parabodo* (стр. 77)
6. Рулевой жгутик соединен с телом с помощью ундулирующей мембраны, на брюшной стороне имеется выемка . . . . *Cryptobia* (стр. 80)
   — Ундулирующая мембрана и брюшная выемка отсутствуют . . . . *Dimastigella* (стр. 81)

СЕМЕЙСТВО *BODONIDAE* BÜTSCHLI, 1883

Подсемейство *Bodoninae* Bütschli, 1883

Род Bodo (Ehrenberg) Stein, 1878.

Ehrenberg, 1838 : 31; Dujardin, 1841 : 297 *(Heteromita)*; Stein, 1878; Hartmann et Chagas, 1910 : 89 *(Prowazekia)*.

Тело яйцевидной, овальной, удлиненно-овальной, почковидной или веретеновидной формы. Размеры 5—30 мкм. На переднем конце имеется рострум, иногда загнутый к брюшной стороне. Ниже рострума, из жгутикового кармана выходят два гетеродинамичных жгутика. Передний — активный (плавательный), рулевой — направлен назад, обычно длинее тела. Цитостом в апикальной части, обычно под рострумом, ниже жгутикового кармана. Ядро и сократительная вакуоль в передней трети тела. Кинетопласт расположен дорсально, рядом с базальными телами жгутиков. Митохондриальная сеть хорошо развита. Цисты известны у некоторых видов.

Плавающие и ползающие формы. Питаются в основном бактериями, но известны и хищные виды, питающиеся другими жгутиконосцами *(B. edax)*.

Встречаются в планктоне, бентосе, обрастаниях, не являясь типичными планктонными видами, используя в качестве субстрата взвешенные в толще воды остатки организмов, бактериальные агрегаты и т. п. Повышенная численность наблюдается при увеличении в среде содержания органических веществ.

Таблица для определения видов

1. Тело яйцевидной или веретеновидной формы 2
 — Тело шаровидной, овальной, бобовидной или близкой формы, ... 7
2. Тело яйцевидной формы с заостренным передним концом, рострум прямой или загнут к брюшной стороне 3
 — Тело веретеновидной, ланцетовидной или близкой формы 5
3. На брюшной стороне имеется бороздка, рострум выражен хорошо, длина тела 11—15 мкм . . . . *B. edax* (стр. 73)
 — Брюшной бороздки не имеется 4
4. Жгутики разной длины, плавательный равен длине тела, рулевой в 2—2,5 раза длиннее, рострум прямой, длиннее тела на 10—15 мкм . . . *B. saltans* (стр. 73)
 — Жгутики примерно равной длины, в 1,5—2 раза длиннее тела, рострум изогнут, длина тела 8 мкм . . . . *B.rostratus* (стр. 74)
5. Конец переднего жгутика крючкообразно загнут к брюшной стороне, тело слегка серповидно изогнуто, длина тела 7—10 мкм . . . . . *B. curvifilus* (стр. 74)
 — Передний жгутик не изогнут крючкообразно 6
6. Жгутики примерно одинаковой длины, равны или немного длиннее тела. Тело узкое, иногда серповидно изогнуто и закручено, длина 25—35 мкм . . . . *B. falcatus* (стр. 74)
 — Жгутики разной длины, рулевой значительно длиннее плавательного и длиннее тела, тело веретеновидное, длина 6—12 мкм . . . . *B. angustatus* (стр. 75)
7. Тело бобовиной или овальной формы, сильно сплющено с боков, метабольное, рострум сдвинут к спинной стороне, передвигается повернувшись боковой стороной к субстрату, длина тела 10—15 мкм . . . . *B. caudatus* (стр. 75)

 — Тело с боков не сплющено 8
8. Размеры тела колеблются от 2 до 5 мкм 9
 — Размеры клетки 10—30 мкм 10
9. Плавательный жгутик в 2—3 раза длиннее тела, клетка овальной или шаровидной формы, 2,5—3 мкм . . . . *B. spora* (стр. 75)
 — Плавательный жгутик примерно равен длине тела, клетка бобовидной формы . . . . *B. minimus* (стр. 76)
10. Тело овальной, иногда почти цилиндрической формы, передний конец скошен, с небольшим углублением в месте выхода жгутиков, длина тела 9—15 мкм . . . . *B. repens* (стр. 76)
 — Тело шаровидной или близкой формы 11
11. Размер клетки 9—13 мкм, плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 2 раза длиннее . . . . *B. globosus* (стр. 76)
 — Размер клетки 27—35 мкм, плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 1,5 раза длиннее . . . . *B. ovatus* (стр. 76)

1. B. edax Klebs, 1893 (табл. VII, рис. 6)

Klebs, 1893 : 312, Tab. XIII, fig. 8a-c.

Тело яйцевидной формы с заостренным передним концом, слегка изогнутым рострумом, спинная сторона более выпуклая, на брюшной стороне довольно глубокая бороздка. Длина тела 11—15 мкм, ширина 5—7 мкм. Жгутики выходят в основании рострума. Плавательный жгутик равен примерно 1/3 длины тела, рулевой в два раза длиннее тела. Ядро, кинетопласт, сократительная вакуоль, цитостом в передней трети тела. Хищник способный заглатывать других жгутиконосцев, очевидно способен питаться и бактериями.

Кун (Kühn, 1915) отмечал цисты, овальные с прозрачной оболочкой, но нами они ни разу не наблюдались.

Встречается в мезосапробных водоемах, загрязненных и солоноватых водах, почве.

2. B. saltans Ehrenberg, 1838 (Табл. VII, рис. 7)

Ehrenberg, 1838 : 33, Tab. II, fig. XI; Kent, 1880 : 433. Taf. XXIV. fig. 11—12 (Diplomastix).

Тело яйцевидной формы с заостренным и слегка изогнутым к брюшной стороне передним концом (рострум). Длина тела 10—15 мкм, ширина 4—6 мкм. Жгутики выходят в основании рострума. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 2—2,5 раза длиннее. Ядро, кинетопласт, сократительная вакуоль, цитостом в передней трети тела. Цисты не отмечены.

Движется по субстрату довольно резко, раскачиваясь с внезапными бросками взад-вперед. Плавает довольно быстро и равномерно, вращаясь вокруг продольной оси.

Питается в основном бактериями. Распространен повсеместно, особенно в водоемах со значительным содержанием органических веществ. В планктонных пробах часто встречается на бактериальном детрите, остатках водорослей и ракообразных. Встречается в очистных сооружениях, но чувствителен к сероводороду (Hänel, 1979).

Формой тела напоминает *B. edax*, но не имеет брюшной бороздки. B. rostratus формой тела может походить на мелкую форму *B. saltans*, но у *B. rostratus* жгутики одинаковой длины.

3. B. rostratus (Kent) Klebs, 1893 (Табл. VII, рис. 8)

Kent, 1880 : 293, Tab. XV. fig. 18—28 (Heteromita); Klebs, 1893 : 319.

Тело яйцевидной или каплевидной формы с заостренным и слегка изогнутым в направлении брюшной стороны рострумом. Длина тела 5—8 мкм. Жгутики примерно одинаковой длины, в 1,5—2 раза длиннее тела. Кинетопласт не отмечен.

Напоминает *B. saltans*, отличается размерами и длиной жгутиков.

Встречается в мезосапробных водоемах, почве. Голотолератен, способен жить в растворе содержащем 3% NaCl.

4. B. curvifilus Griessmann, 1914 (Табл. VII, рис. 9)

Griessmann, 1914 : 31—32, fig. 11.

Характерный признак — передний жгутик прямо направлен вперед, с крючкообразно загнутым по направлению к брюшной стороне концом. Форма тела обычно удлиненная, узкая, иногда серповидно изогнута. Длина тела 7—10 мкм, ширина 2—3 мкм. Рулевой жгутик примерно в 2 раза длиннее тела. Общее расположение органелл типично для бодо.

Отличается стремительностью, прямолинейным движением по субстрату, не раскачивается. Плавательный жгутик при малых увеличениях кажется неподвижным. Останавливается в момент начала питания. Питается бактериями.

Встречается в пресных и морских водоемах, довольно обычен.

5. B. falcatus Skuja, 1956 (Табл. VII, рис. 10)

Skuja, 1956 : 323, Tab. LVII, fig. 12—16.

Тело узкое, иногда серповидно изогнуто или скручено вдоль продольной оси, гибкое. Длина тела 25—33 мкм. Жгутики примерно равной длины в 1—1,5 раза длиннее тела, выходят из небольшого углубления на вентральной поверхности переднего конца. Задний конец обычно сильно утончен. Сократительная вакуоль не обнаружена.

Двигается довольно быстро, при ползании по субстрату раскачивается, при плавании дергается и вращается.

Питается, очевидно, мелкими бактериями, допускается возможность осмотрофии.

Встречается в пресных водоемах вместе с обычными планктонными водорослями.

6. B. angustatus (Duj.) Bütschli, 1883 (Табл. VII, рис. 11)

Dujardin, 1841 : 299, Pl. VI, fig. 24 (Heteromita);
Bütschli, 1883 : 828, Taf. 46, fig. 6a, в.

Тело веретеновидной или ланцетовидной формы, гибкое. Длина 10—15 мкм, ширина 2,5—3,5 мкм. Рострум выражен хорошо. Жгутики отходят ниже основания рострума. Плавательный жгутик приблизительно равен длине тела, рулевой в два раза длиннее. Ядро и сократительная вакуоль в передней трети тела.

Двигается довольно быстро, резко, почти непрерывно, с внезапными поворотами.

Бактериофаг. Обычен в заросших загрязненных водоемах, в очистных сооружениях, почве.

7. B. caudatus (Duj.) Stein 1878 (Табл. VII, рис. 12а, б)

Dujardin, 1841 : 293, Pl. VII, fig. 1 (Amphimonas);
Stein, 1878 : Taf. II, fig. 1—8.

Тело бобовидной или овальной формы, сильно сплющено с боков, метабольное (без образования псевдоподий), рострум сдвинут к спинной стороне. Длина 10—15 (25) мкм, толщина 5—8 мкм. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 1,5 раза длиннее. Ядро; кинетопласт, цитостом, сократительная вакуоль в передней трети тела. Цисты шарообразные с прозрачной стенкой, диаметром около 4 мкм. Выходя из цисты жгутиконосец оставляет в ее стенке круглое отверстие.

Питается бактериями, но иногда отмечались случая заглатывания мелких жгутиконосцев и водорослей.

Движется в основном по субстрату довольно быстро, обычно на боковой стороне, плавательный жгутик загибается крючком, но не находится постоянно в таком положении как у *B. curvifilus.* Гибкость тела хорошо наблюдаема при огибании препятствий. Рулевой жгутик иногда смотрится прикрепленным к телу. Реже плавает, вращаясь вокруг продольной оси.

Один из обычных жгутиконосцев в водоемах со значительным содержанием органических веществ. Может развиваться в массовых количествах в очистных сооружениях. Встречается также в морских и солоноватых водах, почве, в мацерациях экскрементов.

Внешне очень напоминает представителей рода Parabodo.

8. B. spora Skuja, 1956 (Табл. VII, рис. 13)

Skuja, 1956 : 323, Tab. LVI, fig. 40—43.

Тело овальной или шаровидной формы, слегка метаболирующее. Длина 2—3,5 мкм, ширина 1,7—3 мкм. На переднем конце имеется небольшой заостренный рострум, ниже его отходят жгутики. Плавательный жгутик в 2—3 раза длиннее тела, рулевой примерно в 1,5—2 раза длиннее плавательного. Кинетопласт не отмечен.

Встречается в мезосапробных водоемах.

9. **B.minimus** Klebs, 1893 (Табл. VIII, рис. 1)

Klebs, 1893 : 310, Tab. XIII, fig. 7a — d.

Тело бобовидной формы. Длина 4—5 мкм, ширина 2—2,5 мкм. Жгутики выходят из небольшого углубления, расположенного слегка вентрально на переднем конце тела. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в два раза длиннее. Ядро, сократительная вакуоль и кинетопласт в передней половине тела.

Передвигается медленно, ползком, плавает редко. Бактериофаг.

Довольно обычен, встречается в водоемах мезосапробного типа, очистных сооружениях, почве.

10. **B. repens**, Klebs, 1893 (Табл. VII, рис. 14)

Klebs, 1893 : 317, Tab. XIV, fig. 1a-c.

Тело овальной, иногда почти цилиндрической формы, передний конец скошен с небольшим углублением в месте выхода жгутиков. Длина тела 9—15 мкм, ширина 5—8 мкм. Плавательный жгутик короче тела (1/2—2/3), рулевой длиннее тела примерно в 2 раза. Ядро и сократительная вакуоль в первой половине тела. Кинетопласт не отмечен. Цитоплазма часто сильно гранулирована, со светопреломляющими зернами.

Передвигается чаще всего ползком, небыстро подрагивая. При движении, часто задний конец поднимается к верху и форма тела может казаться близкой к шаровидной. Плавает редко.

Встречается в мезотрофных водоемах, очистных сооружениях.

11. **B. globosus** Stein, 1878 (Табл. VIII, рис. 2)

Stein, 1878 : Taf. II.

Тело шарообразной или широкояйцевидной формы. Длина 9—13 мкм, ширина 8—12 мкм. Плавательный жгутик примерно равен длине, рулевой почти в 2 раза длиннее. Ядро и сократительная вакуоль расположены почти медиально. Кинетопласт не обнаружен. Характерно движение — трясущееся, с частой сменой направления. Вид формально оставлен в границах рода, но связь с бодонидами, очевидно, только внешняя.

Встречается во водоемах мезосапробного типа.

12. **B. ovatus** (Duj.) Stein, 1878 (Табл. VIII, рис. 3)

Dujardin, 1841 : 298, Pl. IV, fig. 22 (Heteromita);
Stein, 1878, Taf. II, fig. 1—6.

Форма тела яйцевидная или элипсовидная, иногда со слегка суженным передним концом. Длина 17—30 мкм, ширина 12—21 мкм. Плавательный жгутик длиннее тела в 1—1,5 раза, рулевой длиннее тела в 2 раза. 1—2 сократительные вакуоли и ядро в передней части тела. Кинетопласт не обнаружен. Вид формально оставлен в границах рода, но связь с бодонидами очевидно только внешняя.

Встречается в мезо- и полисапробных водоемах, в очистных сооружениях.

Род **Parabodo** Skuja, 1939.

Skuja, 1939 : 73—74.

Внешне некоторые представители рода напоминают типичных Bodo (в частности B. caudatus). Тело в отличие от большинства Bodo сильно метаболирующее и сплющено латерально. Размеры колеблются от 10 до 20 мкм. Форма тела варьирует от овальной до веретеновидной, иногда «S»-образно изогнута. Рострум развит слабо, передний конец иногда смотрится раздвоенным, т. к. жгутиковый карман и цитостом расположены примерно на одном уровне. Местоположение ядра, сократительной вакуоли, кинетопласта, жгутиков типично для бодо. Ультратонкое строение (Мыльников, 1986) также в принципе соответствует таковому типичных Bodo (*B. caudatus*, B. saltans), отличия наблюдаются в числе и местоположении субпелликулярных фибрилл.

Организмы чаще всего ползающие, реже плавающие. Питаются в основном бактериями. Так же как и *Bodo* встречаются в планктоне, бентосе и обрастаниях.

Таблица для определения видов

1. Тело узкое, ланцетовидное, 10—20 мкм длины . . . . . . *P. attenuatus* (стр. 77)
   — Тело иной формы 2
2. Рулевой жгутик примерно в 2 раза длиннее тела. Тело овальной или элипсовидной формы, иногда изогнуто, длина 13—28 мкм. . . . . *P. nitrophilus* (стр. 77)
   — Рулевой жгутик равен длине тела или чуть длиннее 3
3. Тело обратнояйцевидной формы с расширенным передним концом, длина 11—19 мкм . . . . *P. sacculiferus* (стр. 78)
   — Тело элипсовидной, овальной или полулунной формы, длина 13—17 мкм . . . . *P. saxonensis* (стр. 78)

1. **P. attenuatus** Skuja, 1948 (Табл. IX, рис. 1)

Skuja, 1948 : 316, Tab. XXXV, fig. 31—36.

Тело узкое, ланцетовидное, часто изогнуто в виде полумесяца, метаболирующее. Передний конец раздвоен, задний вытянут и заострен, длина 10—20 мкм, ширина 1—3 мкм. Передний жгутик немного короче тела, рулевой почти в два раза длиннее. Движение быстрое, волнисто вращающееся.

2. **P. nitrophilus** Skuja, 1948 (Табл. IX, рис. 2а, б)

Skuja, 1948 : 315, Tab. XXXV, fig. 31—36.

Тело элипсовидной, овальной формы, сжато с боков, иногда изогнуто в виде буквы « S ». Передний конец раздвоен (вход в жгутиковый карман и глот-

ку). Длина 13—28 мкм, ширина 5—15 мкм, толщина 2—9 мкм. Плавательный жгутик равен 2/3—3/4 длины тела, рулевой длиннее тела в 2 раза.

Движение быстрое, непрерывно трясущееся, плавательный жгутик очень интенсивно вибрирует. Питание сапрофитное (?) и бактериальное.

Встречается в прудах, озерах, очистных сооружениях.

3. **P. sacculiferus** Skuja, 1939 (Табл. IX, рис. 3а-г)

S k u j a, 1939 : 74, Tab. III, fig. 9.

Тело обратнояйцевидной формы, с расширенным передним концом, сильно уплощено и часто изогнуто, задний конец постепенно сужается. Длина тела 11—19 мкм, ширина 7—10 мкм, толщина 2—3 мкм. Плавательный жгутик почти равен длине тела, рулевой равен или немного длиннее. Отмечается две сократительные вакуоли (Skuja, 1939).

Передвигается ползком, сотрясаясь, плавает вращаясь вокруг продольной оси, умеренно быстро.

Несмотря на то, что монада способна только к медленному изменению формы тела, часто наблюдаются экземпляры на разной стадии метаболии. Не все части тела одинаково способны к метаболии, в основном лишь передняя его часть. Здесь иногда образуются мешковидные или крыловидные выросты. Задняя часть может быть сильно сужена, но всегда тело остается сплющенным и более или менее изогнутым.

Встречен в лужах на Рижском побережье среди гниющих растений.

4. **P. saxonensis** Skuja, 1956 (Табл. IX, рис. 4а-в)

S k u j a, 1956 : 324, Tab. LVII, fig. 17—19.

Тело элипсовидной, овальной или полулунной формы, сжато с боков. Передний конец скошен и закруглен, задний конец иногда заострен и частично отогнут в сторону. Длина 13—17 мкм, ширина 7—10 мкм, толщина 2—4 мкм. Жгутики выходят из углубления на переднем конце, сдвинутом вентрально. Плавательный жгутик равен 1/2—1 длины тела, рулевой — 1—11/4 длины тела.

Передвигается чаще ползком, раскачиваясь и трясясь.

Встречается в водоемах вместе с обычными окрашенными и бесцветными жгутиконосцами.

Род Pleuromonas Porty, 1852.

P e r t y, 1852 : 171, Tab. XIV, fig. 18a-i; F i s c h, 1885 : 192, 107, Taf. IV, fig. 106—114 (Bodo); S k u j a, 1948 : 314, Tab. XXXV, fig. 19—21.

Временно прикрепленные к субстрату с помощью заднего жгутика и свободноплавающие формы. Тело бобовидной или овальной формы с сильно загнутым к брюшной стороне рострумом. Размеры жгутиконосцев варьируют от 5 до 10—12 мкм. Два гетеродинамичных жгутика имеют мастигонемы. Передний плавательный примерно равен длине тела, рулевой приблизительно в 3 раза длиннее. Жгутиковый карман и глотка расположены в апикальной части клетки с боков от рострума. Ядро и кинетопласт, их расположение типично для бодонид. Сократительная вакуоль в передней части тела.

Несмотря на сходство общей морфологии и ультратонкого строения *Pleuromonas* и *Bodo* (Карпов, Жуков, 1983), данные жгутиконосцы резко отличаются от последних поведением и способом питания. Манера поведения позволяет легко определять данные организмы даже при малом увеличении микроскопа. Чаще всего жгутиконосцы находятся в прикрепленном состоянии. Прикрепившись к субстрату задним жгутиком плеуромонас, передним жгутиком (работающий жгутик обычно не виден) вызывает ток воды подгоняющий к цитостому бактерий, т. е. в отличие от бодо это седиментаторы. Находясь в прикрепленном состоянии жгутиконосец время от времени делает серию резких скачкообразных движений и вновь замирает, иногда совершает круговые движения. При питании клетка неподвижна, активная работа переднего жгутика незаметна при малых увеличениях микроскопа, но постоянное движение пищевых частиц по направлению к переднему концу тела хорошо видно. Прикрепившись к небольшим бактериальным агломератам или мелким водорослям может их «таскать» за собой. Спонтанно может открепляться от субстрата и переплывать на другой.

Известен один вид P. jaculans (Табл. IX, рис. 5а, б) с характеристиками рода. Распространен всесветно, особенно развивается в водах с повышенным содержанием органических веществ. Легко культивируется.

Род Rhynchomonas (Stokes) Klebs, 1893.

S t o k e s, 1888 : 114, fig. 18 (Heteromita); K l e b s, 1893 : 320, Taf. XIV, fig. 7a-b.

Тело яйцевидной, овальной или почковидной формы, слегка уплощено. На переднем конце клетки имеется подвижный протоплазматический хоботок. Рулевой жгутик примерно в 2 раза длиннее тела. Размеры варьируют от 5 до 8 мкм. Общий план расположения органелл (ядра, кинетопласта, сократительной вакуоли, базального компекса и т. д.) соответствует таковому у *Bodo*. Резкое отличие от *Bodo* — наличие протоплазматического хоботка, внутри которого расположен передний жгутик (невидимый в световой микроскоп) и глотка, открывающаяся на вершине хоботка. Бактериотрофы.

Типичный представитель — *R. nasuta* (Stokes) Klebs, мелкий жгутиконосец обычно ползающий по субстрату, реже плавающий. При движении повернут к субстрату боковой стороной (Табл. IX, рис. 5а, б). Двигается довольно медленно, рулевой жгутик частично соединен с мембраной клетки и длинее тела приблизительно в 2 раза. Метаболия (гибкость) тела хорошо заметна при поворотах и огибании препятствий.

Встречается повсеместно в водоемах мезосапробного типа, особенно в стоячих, также в почвах, в морях. Довольно обычен в очистных сооружениях

(активный ил, проточные фильтры). Вид *R. metabolita* Pschenin. 1964, описанный автором из илов Средиземного моря на наш взгляд синоним *R. nasuta*.

Подсемейство *Cryptobiinae* Bütschli, 1883.

В подсемейство нами включено 2 рода: *Cryptobia* и *Dimastigella*.

Род Cryptobia Leidy, 1846.

Leidy, 1846 : 100; Laveran et Mesnil, 1901 (Trypanoplasma).

Большинство представителей рода являются паразитами беспозвоночных и рыб, известно лишь два свободноживущих вида.

Жгутиконосцы обычно веретеновидной, реже овальной формы, с пластичным телом, размером 8—16 мкм. Рулевой жгутик по всей длине соединен с ундулирующей мембраной. На брюшной стороне имеется хорошо выраженная бороздка со дна которой и начинается ундулирующая мембрана. Расположение других органелл обычно для *Bodo*.

1. **C. libera** Ruinen, 1938 (Табл. IX, рис. 7)

R u i n e n, 1938 : 221, Abb. 16a-d.

Тело веретеновидной формы, очень пластичное, длина 8—16 мкм, ширина 3—5 мкм. Передний конец обычно сильно заострен, задний может быть слегка закруглен или оттянут в небольшой отросток, напоминающий жгутик. На брюшной стороне имеется выемка вдоль которой тянется ундулирующая мембрана, наружный край мембраны соединен с рулевым жгутиком, задний конец которого свободен. Жгутики начинаются апикально, плавательный примерно равен длине тела, рулевой немного длиннее. В задней части тела расположены вакуоли и светопреломляющие гранулы.

Встречается в солоноватых водах.

2. **C. bialata** Ruinen, 1938 (Табл. IX, рис. 8)

R u i n e n, 1938 : 224, Abb. 17 a, в.

Тело овальной формы, длина 10—12 мкм, ширина 6 мкм. Передний конец закруглен, задний может быть слегка заостренный. Жгутики отходят слегка субапикально, рулевой в 1,5 раза длиннее тела, плавательный немного короче рулевого. Брюшная бороздка выражена хорошо и четко разделяется на две половины ундулирующей мембраной. Ундулирующая мембрана более жесткая, чем у *C. libera* и тело соответственно менее пластично.

Встречается в солоноватых водах.

Род Dimastigella Sandon, 1928.

S a n d o n, 1928 : Vickerman, 1978 : 490 (emend.)

Жгутиконосцы с червевидным гибким телом, с двумя гетеродинамичными жгутиками отходящими от апикального конца тела. Передний жгутик свободен, задний жгутик соединен с телом клетки по всей ее длине. Цитостом расположен субапикально. Кинетопласт представлен несколькими дискретными нуклеоидами.

Внешне напоминают *Phanerobia pelophila* Skuja, 1948. От *Cryptobia* отличаются отсутствием брюшной бороздки и ундулирующей мембраны. Известен 1 вид.

1. **D. trypaniformis** Sandon, 1928. (Табл. IX, рис. 9).

S a n d o n, 1928; emend. V i c k e r m a n, 1978 : 490, fig. 15—19.

Форма тела извилистая, червевидная или грушевидная. Длинный рострум соединен с основанием плавательного жгутика. В основании рострума расположен цитостом. Тело в среднем 16 мкм длины, и 2 мкм ширины. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой — соединен с клеткой по всей ее длине, лишь задняя короткая часть его свободна. Фаготрофы, питаются бактериями. Цисты с толстой и гладкой стенкой диаметром 4 мкм.

Встречаются в воде и почве.

СЕМЕЙСТВО *CEPHALOTHAMNIIDAE* ZHUKOV, 1987.

Семейство включает 1 род и 1 известный в настоящее время вид. До недавнего времени, основываясь на данных световой микроскопии род *Cephalothamnion* большинством протистологов (Pringsheim, 1946; Hollande, 1952; Bourrelly, 1968) включали в состав бесцветных хризомонадовых водорослей или оставляли его, как это делал Леммерманн (1914), в составе отряда *Protomanadida*.

Лишь сравнительно недавнее исследование этого организма в электронном микроскопе (Hitchen, 1974) отчетливо выявило его родство с типичными бодонидами (наличие кинетопласта, цитостома, жгутикового комплекса, системы микрофибрилл), несмотря на резкие внешние отличия.

Род Cephalothamnion Stein, 1878.

Прикрепленные колониальные бодониды. Жгутиконосцы образуют розетковидные или сферические колонии из 20—30 экземпляров, фиксированных с помощью задних жгутиков на общем стебельке. Общий план и расположение органелл обычен для бодонид.

1. C. cyclopum Stein, 1878. (Табл. X, рис. 18).

Stein, 1878. Taf. V, fig. 18—22' Kent, 1880—82 : 272—273, Taf. XVII, fig. 27—32 (C. caespitosum); Kent, 1880—82 : 273. Taf. XVII, fig. 33—35 C. cuneatum).

Клетка обратнояйцевидной или грушевидной формы с заостренной базальной частью, длина 7—10 мкм, ширина 4—6 мкм. Передний конец обычно скошен. Жгутики выходят из небольшого углубления в апикальной части клетки, рядом расположен цитостом. Передний жгутик свободен, задний жгутик связан с брюшной стороной клетки, а его свободный конец переходит в стебелек. Кинетопласт и сократительная вакуоль в передней части клетки.

Колонии полусферической, розетковидной или шаровидной формы. Клетки сидят на общем стебельке, закрепившись на нем с помощью задних жгутиков. Стебелек обычно примерно 10 мкм длины и около 2 мкм ширины.

C. cyclopum — эпибионт ракообразных. По способу питания седиментатор, как например *P. jaculans*. Питается бактериями.

Встречается в загрязненных водах.

4.4. Отряд *Cercomonadida*.

Особенности строения. Положение в системе жгутиконосцев. Проблемы классификации. Определитель отряда *Cercomonadida*.

В отряд *Cercomonadida* включены одиночные амебоподобные жгутиконосцы с 2 гетеродинамичными жгутиками, без мастигонем, отходящими от переднего конца тела *(рис. 10)*. Жгутики в отличие от бодонид не имеют параксиального стержня. Плавательный жгутик направлен вперед, рулевой волочится сзади. Оформленного ротового отверстия не имеется и питание происходит по амебоидному типу, с помощью псевдоподий. Ядро пузырьковидного типа обычно яйцевидной формы расположено в передней части тела. Митохондрии с трубчатыми кристами разбросаны по всему телу, но иногда дислоцированы у ядра. Кинетопласт, органелла типичная для бодонид, отсутствует. Микрофибриллярный цитоскелет не развит, что и объясняет повышенную метаболию клеток. Характерно существование микротрубочкового конуса, идущего от жгутиковых кинетосом к ядру. 1 или несколько сократительных вакуолей у разных видов могут располагаться в разных участках тела, чаще всего в каком-то определенном, но у некоторых видов местоположение сократительной вакуоли не фиксировано. У большинства исследованных видов микроцисты или другие сократительные органеллы. Размножение происходит путем продольного деления надвое. У большинства видов отмечены плазмодии, возникающие вследствие агрегации клеток или продолжающегося незавершенного деления. Жизненный цикл простой, состоит из трофической стадии и цисты, иногда в него включается плазмодиальная стадия. Цисты круглые, с прозрачной оболочкой. Церкомонады передвигаются преимущественно ползком, реже плавают. Питаются в основном бактериями и мелкими водорослями.

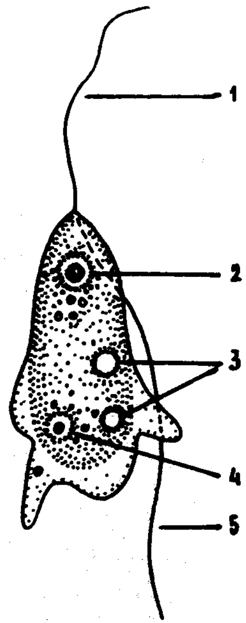


Рис. 10. Схема строения клетки *Cercomonas*.

1 — плавательный жгутик; 2 — ядро; 3 — сократительные вакуоли; 4 — пищеварительная вакуоль; 5 — рулевой жгутик.

До сравнительно недавнего времени церкомонадиды (или церкободониды) на правах таксона разного ранга большинством авторов включались или в отряд *Rhizomastigida* Bütschli или в отряд *Protomonadida* Blochmann. Холланд (Hollande, 1952) ввел в свое время их в отряд *Bodonida*. В нашей работе (Жуков, 1971) они были также включены в отряд *Bodonida* на правах семейства. Помещение этих амебоподобных жгутиконосцев в различные таксоны само по себе было искусственным. С одной стороны по чисто формальным морфологическим признакам (наличие двух гетеродинамичных жгутиков) это давало возможность работать над классификацией этих организмов, в частности составлять определители, с другой стороны неопределенность положения этой группы жгутиконосцев в конечном счете вызывалась недостатком данных об особенностях их строения. Появившиеся данные об ультратонком строении амебоподобных жгутиконосцев (Mignot, Brugerolle,1975; Macdonald et al., 1977; Schuster et Pollack, 1978; Мыльников, 1984; 1985) внесли определенную ясность и это позволило выделить данные организмы в самостоятельный отряд *Cercomonadida* (Мыльников, 1986).

В настоящее время можно сказать, что церкомонадиды — это четко очерченная группа флагеллат. Какой-либо структуры, не известной у других жгутиконосцев, в данной группе не обнаружено, однако сочетание этих структур и набор признаков уникален. Церкободониды одновременно имеют сходство с рядом других флагеллат, что позволяет говорить о возможных родственных связях. В частности ряд признаков сближает их с хризомонадовыми водорослями, в особенности с бесцветными хризомонадами. На ультраструктурном уровне это проявляется в сходстве кинетосомальных микротрубочковых лент и митохондрий с трубчатыми кристами. У хризомонад так же как и у церкомонад существует фаготрофия, ряд из них способны образовывать псевдоподии. Особенно большое сходство с церкомонадами можно отметить у *Chrysamoeba radians* (Hibberd, 1971).

С другой стороны общий план строения церкомонадид, их жизнен-

ный цикл, очень напоминает таковые у слизистых грибков *(Eumycetozoa)*, в частности у протостелид *(Protostelia)*. У тех и других имеются гетеродинамичные жгутики без мастигонем, митохондрии с трубчатыми кристами, ядро яйцевидной формы, микротрубочковый конус, схожие плазмодии. Вообще же трофическая стадия протостелид очень напоминает таковую у церкомонад. Но амебы протостелид не имеют жгутиков.

Внешнее сходство (два жгутика, псевдоподии) и особенности жизненного цикла позволяют говорить и о близости церкомонад с тауматомонадами, группой флагеллат, недавно выделенной в самостоятельный таксон (см. ниже). Однако при общих чертах сходства с церкомонадидами, тауматомонадиды резко отличаются от первых наличием кремниевых цист с пробочкой — признаки, характерные для хризомонад.

Проблемы классификации церкомонад, не говоря об ультратонких структурных особенностях, возникают главным образом из-за повышенной метаболии тела и способности образовывать псевдоподии. В этом случае все же приходится выделять ряд морфологических признаков, позволяющих отличить один вид от других. Часто наибольшие трудности возникают при определении формы тела. На наш взгляд необходимо выделять формы тела при поступательном движении жгутиконосца вперед (основная форма) и форму тела или псевдоподий при остановке, обычно это момент питания и образование амебоида. Отряд Cercomonadida в настоящее время включает 2 семейства.

ОТРЯД CERCOMONADIDA MYLNIKOV, 1986.

СЕМЕЙСТВО *CERCOMONADIDA* KENT, 1880.

Род **Cercomonas** Dujardin, 1841.
Род **Heikesimastix** Wodcock et Lapage, 1914.

СЕМЕЙСТВО *BODOMORPHIDAE* HOLLANDE, 1952.

Род **Bodomorpha** Hollande, 1952.

ОТРЯД CERCOMONADIDA MYLNIROV

Свободноживущие, ползающие, реже плавающие амебоподобные жгутиконосцы с двумя гетеродинамичными жгутиками без мастигонем. Жгутики отходят от апикального конца тела иногда из жгутикового кармана. Рулевой жгутик свободен, соединен с мембраной тела по всей его длине. Ядро пузырьковидного типа. Митохондрии с трубчатыми кристами. Оформленного ротового отверстия нет. Питание происходит с помощью псевдоподий. В жизненном цикле имеется плазмодиальная стадия. Цисты с тонкой прозрачной стенкой.

СЕМЕЙСТВО *CERCOMONADIDAE* KENT, 1880.

Род Cercomonas Dujardin,1841.

Dujardin, 1841 : 287; Krassilbchik, 1886 : 31 (Cercobodo); Klebs, 1893 : 300 (Dimorpha); Blochmann, 1895 : 200 (Dimastigamoeba).

Оба жгутика достаточно развиты, рулевой жгутик обычно свободен, иногда непостоянно связан с мембраной клетки. Жгутиковый карман отсутствует. Метаболия тела ярко выражена.

Определительная таблица видов рода Cercomonas.

1. Жгутики разной длины 2
— Жгутики примерно одинаковой длины 16
2. Плавательный жгутик короче тела, рулевой длиннее 3
— Плавательный жгутик равен длине тела или длиннее его, рулевой длиннее плавательного 4
3. Тело овальной или эллипсовидной формы, плавательный жгутик равен 1/3—3/5 длины тела, рулевой немного длиннее тела, 1—2 сократительные вакуоли в задней части тела, длина тела 15—20 мкм . . . . *C. dactylopterus* (стр. 87)
— Форма тела неправильно грушевидная с расширенной передней частью, плавательный жгутик короткий (1/3 тела), рулевой в 2 раза длиннее тела, 1 сократительная вакуоль в переднем конце, длина тела 9—15 мкм . . . . *C. breviantennatus* (стр. 87)
4. Плавательный жгутик в 1,5 раза, рулевой в 2—3 раза длиннее тела 5
— Плавательный жгутик приблизительно равен длине тела, рулевой длиннее тела в 1,5—2 (3) раза 7
5. Тело широкоцилиндрической формы с тупым передним концом, 15—25 мкм длины, плавательный жгутик в 1,5, рулевой в 2—3 раза длиннее тела. 2—3 сократительные вакуоли в задней части тела . . . . *C. digitalis* (стр. 87)
— Форма тела овальная или удлиненно-овальная, передний конец вытянут или не вытянут в тонкую шейку 6
6. Передний конец тела вытянут в тонкую шейку, тело удлиненно-овальное или веретеновидное, 19—25 мкм длины, плавательный жгутик в 1,5—2 раза, рулевой в 2 раза длиннее тела. 1 сократительная вакуоль медиально . . . . C. venticosus (стр. 88)
— Тело удлиненно-овальное, сильно метаболирующее, передний конец заострен, длина 14—18 мкм, плавательный жгутик в 1,5, рулевой в 3 раза длиннее тела. Сократительные вакуоли (2—3) в любом участке тела . . . . *C. rhynchophorus* (стр. 88)
7. 1—2 сократительные вакуоли в переднем конце тела 8
— 1—3 (5) сократительные вакуоли расположены в заднем конце медиально или в разных участках тела 10
8. Тело шаровидной или широкоовальной формы, 16—20 мкм длины, плавательный жгутик равен длине тела, рулевой в 2—3 раза длиннее, 1—2 сократительные вакуоли в переднем конце тела . . . . *C. dubius* (стр. 88)
— Тело иной формы 9

9. Длина тела варьирует от 8 до 20 мкм 10
— Длина тела 5—8 мкм, клетка грушевидной или овальной формы, 1 сократительная вакуоль . . . . *C. plasmodialis* (стр. 89)
10. Тело овально-цилиндрической или яйцевидной формы, сплющено дорзовентрально и иногда слегка скручено, длина 13—20 мкм. 1—2 сократительные вакуоли. . . . . *C. norrvicensis* (стр. 88)
— Тело эллипсовидной или удлиненно-овальной формы, 8—16 мкм длины. 1—2 сократительные вакуоли . . . . *C. levis* (стр. 89)
11. 1—3 (5) сократительные вакуоли в заднем конце тела 12
— 1—2 сократительные вакуоли расположены медиально или в разных участках тела 14
12. Тело цилиндрической или удлиненно-овальной формы, с короткими псевдоподиями во второй половине тела, 17—22 мкм длины, 3—5 сократительных вакуоли . . . . *C. pseudodactylopterus* (стр. 89)
— Тело овальной или эллипсовидной формы, сократительных вакуолей 1 или несколько 13
13. Сократительная вакуоль 1 . . . . *C. onustus* (стр. 89)
— Сократительных вакуолей 3—5 . . . . *C. simplex* (стр. 90)
14. Тело цилиндрической формы, 19—26 мкм длины, 2,5—4 мкм ширины, передний конец с выемкой, 1—2 сократительные вакуоли в передней или задней части тела . . . . *C. angustus* (стр. 90)
— Тело удлиненно-овальной или яйцевидной формы 15
15. Псевдоподии широкие (лобоподии) или тонкие, радиальные 16
16. Псевдоподии широкие (лобоподии), длина тела примерно 12 мкм, 1—2 сократительные вакуоли спереди или сзади . . . . *C. amoebinus* (стр. 90)
— Псевдоподии тонкие, радиальные, длина тела 8—15 мкм, 1 сократительная вакуоль во второй половине тела . . . . *C. radiatus* (стр. 90)
17. Жгутики примерно в 1,5—2 раза длиннее тела 18
— Жгутики примерно равны длине тела 21
18. Жгутики в 2 раза длиннее тела 19
— Жгутики в 1,5 раза длиннее тела 20
19. Тело почти круглой формы 15—19 мкм длины, 1 сократительная вакуоль в переднем конце тела . . . . *C. ovatus* (стр. 91)
— Тело яйцевидной формы с более узким передним концом, 6—10 мкм длины, 1 сократительная вакуоль медиально или во второй половине тела . . . . *C. bodo* (стр. 91)
20. Тело широко эллипсовидной формы с тупым передним концом, 16—20 мкм длины, 1 сократительная вакуоль сзади . . . . *C. racodytos* (стр. 91)
— Тело удлиненно-овальной формы с передним концом, оттянутым в виде носика, длина 11—19 мкм, 1 сократительная вакуоль с нефиксированным местоположением . . . . *C. lagoenaris* (стр. 91)
21. 1—2 сократительные вакуоли в передней части тела 22
— Сократительные вакуоли в других частях тела 24
22. Тело яйцевидной формы с расширенным передним концом, 9—17 мкм длины, псевдоподии короткие в задней части тела . . . . *C. varians* (стр. 92)
— Тело иной формы 23
23. Тело удлиненно-овальной или широковеретеновидной формы 12—16 мкм длины, часто образуется длинная хвостовая псевдоподия и короткие тупые боковые . . . . *C. crassicauda* (стр. 92)
— Тело ланцетовидной формы, задний конец часто оттянут и заострен, длина 26—31 мкм . . . . *C. robustus* (стр. 92)
24. 2—5 сократительных вакуоли во второй половине тела или в его заднем конце 25
— 1 сократительная вакуоль в задней части тела или с нефиксированным положением 27
25. Тело веретеновидной формы с хорошо выраженным рострумом, 20—30 мкм длины, передняя половина тела обычно шире задней, 2—3 сократительные вакуоли . . . . *C. acutus* (стр. 92)
— Тело иной формы 26
26. Тело овальной формы, передняя часть обычно уже задней, длина 22—28 мкм, 2—3 сократительные вакуоли . . . . *C. pronucleatus* (стр. 93)
— Тело неправильно грушевидной формы, с более широким передним концом, длина 28—40 мкм, 3—5 сократительных вакуолей . . . *C. pyriformis* (стр. 93)
27. Тело ланцетовидной формы, длина 10—14 мкм, 1 сократительная вакуоль в задней части . . . . *C. agilis* (стр. 93)
— Тело удлиненно-овальной или удлиненно-яйцевидной формы. 28
28. Длина тела 18—36 мкм. Тело удлиненно-овальной формы с постоянно образующейся в заднем конце хвостовой псевдоподией . . . . . *C. longicauda* (стр. 93)
— Длина тела 3,5—6 мкм, сильно метаболирующее . . . . . *C. minimus* (стр. 94)

1. **C. dactylopterus** Skuja, 1939. (Табл. VIII, рис. 4a-b).

Skuja, 1939 : 55—56, Tab. I, fig. 16.

Тело овальной или эллипсовидной формы, 15—20 мкм длины, 10—12 мкм ширины, передний конец закручен, иногда скошен, задний может быть сужен, с закругленным концом. Плавательный жгутик короче тела (1/2—3/5), рулевой обычно немного длиннее тела (11/3). Сократительные вакуоли (2) в базальной части тела. Псевдоподии чаще всего просто пальцевидные, реже разветвленные, образуются преимущественно с боков передней половины тела.

Встречается в илах мезосапробных водоемов.

2. **C. breviantennatus** Skuja, 1956. (Табл. VIII, рис. 5а-и).

Skuja, 1956 : 302—303, Tab. LIII, fig. 21—23.

Тело неправильно грушевидной или овальной формы, иногда слегка скручено, с небольшими бороздками на поверхности. Длина 9—15 мкм, ширина 5—8 мкм. Довольно сильно метаболирует. Жгутики отходят слегка латерально от переднего конца клетки. Плавательный жгутик очень короткий, примерно 1/3 длины тела, рулевой длиннее тела в 2 раза. 1—2 сократительные вакуоли в передней части тела.

3. **C. digitalis** (Meyer) Lemm., 1910. (Табл. VIII, рис. 6а, б).

Meyer, 1897 : 48—50, Tab. II, fig. 3—5 (Dimorpha); Lemmermann, 1910 : 320.

Тело широкоцилиндрической неправильной формы с тупым передним концом, 15—25 мкм длины, 11—15 мкм ширины. Плавательный жгутик примерно в 1,5 раза длиннее тела, рулевой длиннее тела в 2—3 раза. Несколько (2—3) сократительных вакуолей расположены в заднем конце (Hänel, 1979). Амебоидная форма с длинными пальцевидными псевдоподиями.

Встречается в стоячих водах среди детрита. Катароб или олигосапроб.

Внешне напоминает *C. pyriformis* Skuja.

4. C. **venticosus** Hamar, 1979. (Табл. VIII, рис. 7а—в).

Hamar, 1979 : 153—155, fig. 33, 34, 36.

Тело овальной или удлиненно-веретеновидной формы, передний конец обычно оттянут в узкую или длинную шейку. Длина тела 19—25 мкм, ширина 4—7 мкм. Плавательный жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела, рулевой примерно такой же длины. Задняя часть тела обычно закруглена или имеет толстый отросток. Псевдоподии простые (лобоподии), отходят обычно от заднего конца. 1 сократительная вакуоль расположена медиально.

Встречается в загрязненных водах. Полисапроб. Внешне может напоминать *C. robustus* Hamar и *C. acutus* Skuja, но отличается более или менее постоянно закругленным задним концом.

5. C. **rhynchophorus** Skuja, 1939. (Табл. VIII, рис. 8а—е).

Skuja, 1939 : 61—62, Tab. II, fug. 11.

Тело удлиненно-овальное, сильно метаболирующее, передний конец оттянут и заострен (типа рострума), задний конец обычно закруглен, реже заострен. Длина тела 14—18 мкм, ширина 6—8 мкм. Жгутики выходят из небольшого субапикального углубления слегка латерально. Плавательный жгутик в 1,5, рулевой в 3 раза длиннее тела. 2—3 сократительные вакуоли в различных участках тела. Псевдоподии простые (лобоподии) могут образовываться в любом участке тела, но преимущественно в передней его половине.

Встречается вместе с *Polytoma* в дождевых лужах.

6. C. **dubius** Skuja, 1939. (Табл. VIII, рис. 9а—в).

Skuja, 1939 : 56—57, Tab. II, fig. 1—2.

Тело шаровидной или широкоовальной формы, 16—20 мкм в диаметре. Плавательный жгутик примерно равен телу или немного длиннее, рулевой длиннее в 2—3 раза. 1—2 сократительные вакуоли в передней части тела. Псевдоподии простые или разветвленные могут образовываться в любом участке тела.

Встречается в илах вместе с другими бесцветными жгутиконосцами.

7. C. **norrvicensis** Skuja, 1956. (Табл. VIII, рис. 10а—г).

Skuja, 1956 : 301, Tab. LIII, fig. 14—17.

Тело овально-цилиндрической или обратнояйцевидной формы, часто слегка скручено и сплющено в дорзовентральном направлении. Передний конец немного скошен и закруглен, задний образует немногочисленные короткие и простые псевдоподии. Довольно сильно метаболирует. Длина 13—20 мкм, ширина 7—10 мкм. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 1,5 раза длиннее. 1—2 сократительные вакуоли в переднем конце. Движение довольно быстрое, при плавании волнисто-вращающееся.

8. C. **levis** Skuja, 1939. (Табл. VIII, рис. 11а—г).

Skuja, 1939 : 58—59, Tab. II, fig. 5—6.

Тело элипсовидной, удлиненно-овальной или удлиненно-яйцевидной формы. Передний конец закруглен, иногда сужен. Длина 8—10 мкм, ширина 6—8 мкм. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 1,5—2 раза длиннее. Псевдоподии обычно простые и образуются в задней части тела. 1—2 сократительные вакуоли в переднем конце. Цисты шаровидные 9—11 мкм в диаметре.

Встречается в лесных водоемах.

9. C. **plasmodialis** Mylnikov, 1985. (Табл. VIII, рис. 12а—д).

Мыльников, 1985 : 29—31, рис. 1—9.

Тело грушевидной или овальной формы с более широким передним концом, 5—8 мкм длины и 2—4 мкм ширины. Плавательный жгутик длиннее тела (10—12 мкм), рулевой в 1,5 раза длиннее тела (12—20 мкм). 1 сократительная вакуоль в передней части тела. При питании образуются различные по форме псевдоподии, иногда ветвящиеся и первышающие длину тела. Известны плазмодии размером до 50 мкм, с несколькими ядрами и жгутиками.

Характерно движение. При ползании задний конец раскачивается из стороны в сторону и приподнят над субстратом под углом 40—60°.

Отмечен в донных илах Рыбинского водохранилища и почвах.

10. C. **pseudodactylopterus** Skuja, 1948. (Табл. VIII, рис. 13а, б).

Skuja, 1948 : 296, Tab. XXXIII, fig. 35—36.

Тело цилиндрической или удлиненно-овальной формы, с короткими псевдоподиями во второй половине тела. Передний конец срезан и немного скошен. Длина 17—22 мкм, ширина 5—8 мкм. Жгутики выходят из небольшого углубления. Плавательный жгутик равен длине тела или немного короче, рулевой в 1,5—2 раза длиннее. Сократительные вакуоли (3—5) расположены в заднем конце тела.

11. C. **onustus** Skuja, 1939. (Табл. VIII, рис. 14а—в).

Skuja, 1939 : 59—60, Tab. II, fig. 7.

Тело овальной или эллипсовидной формы, сильно метаболирующее. Длина 16—20 мкм, ширина 13—15 мкм. Передний конец закруглен, задний может быть сужен. Плавательный жгутик равен длине тела, рулевой в 1,5—13/4 раза длиннее. Псевдоподии обычно простые, пальцевидные, редко тонкие и

нитевидные образуются в любом участке тела. 1 сократительная вакуоль в задней части тела.

Встречается в лесных лужах.

12. C. **simplex** (Moroff) Lemm., 1910. (Табл. VIII, рис. 15).

Moroff, 1904 : 76—77, Tab. VII, fig. 4a—k (Dimastgamoeba); Lemm., 1910 : 320.

Тело овальной формы с метаболирующим задним концом. Длина 20—25 мкм, ширина 10—12 мкм. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 2 раза длиннее. 3—5 сократительных вакуолей в задней части тела. Амебоидная форма с короткими, тупыми или заостренными псевдоподиями.

Встречается в загрязненных водах. Полисапроб.

13. C. **angustus** Skuja, 1948. (Табл. VIII, рис. 16а—в).

Skuja, 1948 : 294, Tab. XXXIII, fig. 19—23.

Тело цилиндрической формы, обычно прямое или слегка изогнутое. Длина 19—26 мкм, ширина 2,5—4 мкм. Передний конец всегда тупой, задняя часть тела может быть уже передней. Жгутики выходят из небольшой выемки. Плавательный примерно равен длине тела, рулевой длиннее в 1,5—2 раза. 1—2 сократительные вакуоли в первой или во второй половине тела. Псевдоподии немногочисленны, прямые и короткие, образуются в любом участке тела.

14. C. **amoebinus** Mylnikov, 1985. (Табл. X, рис. 1а—г).

Мыльников, 1985 : 22—25, рис. 1—7.

Тело удлиненно-овальной формы, задний конец может быть иногда заострен. Длина 8—12 мкм, ширина 3—7 мкм. Метаболия тела выражена сильно. Плавательный жгутик в 1,5, рулевой примерно в 2 раза длиннее тела и прикреплен проксимальной частью к телу на 1/3—1/4 своей длины. 1—2 сократительные вакуоли обычно расположены латерально в передней или задней половине тела. Псевдоподии широкие лобоподии могут образовываться в любом участке тела и достигать 10—20 мкм длины. Известны многоядерные и многожгутиковые плазмодии.

Встречен в бентосных пробах из Рыбинского водохранилища.

15. C. **radiatus** (Klebs) Lemm., 1910. (Табл. VIII, рис. 17а—в).

Klebs, 1893 : 301, Tab. XIII, fig. 2a—g (Dimorpha); Lemmermann, 1910 : 319—320.

Тело овальной или яйцевидной формы, иногда с заостренным задним концом. Длина 10—14 мкм, ширина 5—9 мкм. Плавательный жгутик приблизительно равен длине тела, рулевой в 2 раза длиннее. 1 сократительная вакуоль

во второй половине тела. Амебоидная форма с длинными, тонкими, радиальными псевдоподиями.

Встречается в загрязненных водах. Полисапроб.

16. C. **ovatus** (Klebs) Lemm., 1910. (Табл. X, рис. 2).

Klebs, 1893 : 300, Tab. XIII, fig. 3a—e (Dimorpha); Lemmermann, 1910 : 319.

Тело почти круглой или яйцевидной формы. Длина 15—19 мкм, ширина 18—21 мкм. Жгутики примерно равной длины, в 2 раза длиннее тела. Сократительная вакуоль в переднем конце тела. Амебоидная стадия с широкими тупыми псевдоподиями.

Встречается в стоячих водоемах среди обрастаний и детрита.

17. C. **bodo** (Meyer) Lemm., 1910. (Табл. X, рис. 3).

Meyer, 1879 : 50—53, Tab. II, fig. 6—9 (Dimorpha); Lemmermann, 1910 : 319

Тело яйцевидной формы с заостренным передним концом, иногда веретеновидной. Жгутики примерно в 2 раза длиннее тела. Сократительная вакуоль расположена медиально или во второй половине тела. Встречается в чистых стоячих водоемах, отмечен в почве. Катароб или олигосапроб.

18. C. **racodytos** Klug, 1936. (Табл. X, рис. 4).

Klug, 1936 : 106, Abb. 6a—b.

Тело широкоэллипсовидной или удлиненно-яйцевидной формы с тупым передним концом. Задний конец всегда широко закруглен. Длина 16—20 мкм, ширина 4—7 мкм. Жгутики примерно в 1,5 раза длиннее тела. Псевдоподии обычно образуются во второй половине тела, короткие, пальцевидные.

Встречается в стоячих водоемах.

19. C. **lagoenaris** Hamar, 1979. (Табл. X, рис. 5а, б).

Hamar, 1979 : 155, fig. 37—39.

Тело удлиненно-овальной формы с передним концом, оттянутым в виде носика. Длина 11—19 мкм, ширина 5—8 мкм. При ползании по субстрату часто может принимать шарообразную форму. Жгутики примерно в 1,5 раза длиннее тела, плавательный иногда чуть короче. Рулевой жгутик в передней части соединен с мембраной тела и при движении жгутика тело может ундулировать. Сократительная вакуоль не имеет фиксированного местоположения. Псевдоподии типа лобоподий образуются обычно в заднем конце.

Встречается в бытовых сточных водах.

Формой тела напоминает *C. cometa* Hollande, 1942.

20. C. **varians** Skuja, 1948. (Табл. X, рис. 6а—г).

Skuja, 1948 : 295, Tab. XXXIII, fig. 27—34.

Тело яйцевидной с расширенным передним концом, эллипсовидной или овальной формы, сильно метаболирующее. Задний конец часто вытягивается. Длина тела 11—18 мкм, ширина 7—10 мкм. Жгутики примерно одинаковой длины, равны или длиннее тела в два раза (Skuja, 1956). 2 сократительные вакуоли расположены в переднем конце тела. Псевдоподии образуются преимущественно в заднем конце тела.

21. C. **crassicauda** (Alex.) Lemm., 1914. (Табл. X, рис. 7а, б).

Dujardin, 1841 : 288, Pl. IV, fig. 18 (Cercomonas); Alexeieff, 1929 (Cercomonas); Lemmermann, 1914 : 49, fig. 58a (Cercobodo).

Тело удлиненно-овальной или широковеретеновидной формы, часто образуется длинная хвостовая псевдоподия и короткие тупые боковые. Длина тела 12—16 мкм, ширина 7—10 мкм. Жгутики примерно равной длины, немного длиннее тела. 1—2 сократительные вакуоли в переднем конце тела. Цисты шарообразные, диаметром 9—11 мкм.

Довольно обычен. Встречается в а-мезосапробных водоемах, отмечен в почвах и мацерациях экскрементов.

Напоминает *C. longicauda* образованием хвостовой псевдоподии и формой тела, но в отличие от него имеет сократительные вакуоли в переднем конце тела.

22. C. **robustus** Hamar, 1979. (Табл. X, рис. 8а, б).

Hamar, 1979 : 153, fig. 25, 26, 40.

Тело ланцетовидной или удлиненно-цилиндрической формы. Передний конец обычно закруглен (без жгутиковой ямки), задний часто оттянут в острый отросток. Длина тела 26—31 мкм, ширина 3—9 мкм. Метаболия тела значительная, тело может принимать веретеновидную или овальную форму. Псевдоподии обычно образуются в заднем конце тела, могут быть длинными и тонкими, или лопастевидными. Жгутики примерно равны длине тела. Сократительная вакуоль в переднем конце.

Встречается в сточных водах. Полисапроб.

Напоминает формой тела *C. draco* Skuja.

23. C. **acutus** Skuja, 1948. (Табл. X, рис. 9а, б).

Skuja, 1948 : 295, Tab. XXXIII, fig. 24—26.

Тело веретеновидной формы, с хорошо выраженным рострумом, иногда спирально закручено, передняя половина часто более широкая. Длина 20—30 мкм, ширина 5—6 мкм. Жгутики выходят из субапикального углубления, примерно равной длины, немного длиннее тела. Сократительные вакуоли

(2—3) во второй половине тела. В амебоидном состоянии образует довольно длинные радиальные ризоподии. По субстрату передвигается довольно быстро, зигзагообразно, вибрируя.

24. C. **pronucleatus** Skuja, 1948. (Табл. X, рис. 10а, б).

Skuja, 1948 : 297, Tab. XXXIII, fig. 37—39.

Тело овальной или удлиненно-овальной формы, передняя половина уже задней. Длина 22—28 мкм, ширина 8—11 мкм. Жгутики примерно равной длины, немного короче тела. 2—3 сократительные вакуоли во второй половине тела. В амебоидном состоянии почти шарообразный, с многочисленными радиальными псевдоподиями. Небольшое количество коротких и толстых псевдоподий образуется и при ползании.

Встречается в стоячих водоемах.

25. C. **pyriformis** Skuja, 1956. (Табл. X, рис. 11а, б).

Skuja, 1956 : 301—302, tab. LIII, fig. 18—19.

Тело неправильно грушевидной формы с более широким передним концом, иногда немного изогнуто. Длина 28—40 мкм, ширина 13—17 мкм. Жгутики примерно одинаковой длины и равны длине тела. Сократительные вакуоли (3—5) небольшого размера, расположены в задней части тела. Псевдоподии простые (лобоподии) могут образовываться в любом участке тела, но преимущественно в заднем конце.

Отмечен для Рыбинского водохранилища.

26. C. **agilis** (Moroff) Lemm., 1910. (Табл. X, рис. 12а—в).

Moroff, 1904 : 77—79, Tab. VII, fig. 5a—k (Dimastigamoeba); Lemmermann, 1910 : 319, fig. 12—15.

Тело ланцетовидной формы, передний конец вытянут и заострен, задний может быть заостренным или закругленным. Длина тела 10—14 мкм, ширина 2—5 мкм. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой может быть немного длиннее. 1 сократительная вакуоль в задней части тела. В амебоидном состоянии образует многочисленные, часто разветвленные, тонкие псевдоподии.

Встречается в стоячих водоемах мезосапробного типа, отмечен в солоноватых водах и почве.

27. C. **longicauda** (Duj.) Senn, 1800. (Табл. X, рис. 13а—в).

Dujardin, 1841 : 200, Taf. IV, fig. 15 (Cercomonas); Klebs, 1893 : 302, Taf. XIII, fig. 4a—c (Dimorpha); Senn, 1900 : 115, fig. 74.

Тело удлиненно-овальной или веретеновидной формы с постоянно образующейся в заднем конце хвостовой псевдоподией. Длина тела 18—36 мкм, ши-

рина 9—14 мкм. Жгутики равной длины и примерно равны длине тела или чуть длинней. В амебоидном состоянии образует простые или разветвленные псевдоподии. 1(2) сократительная вакуоль во второй половине тела. Цисты шарообразные, диаметром 6—7 мкм.

Обычен в стоячих водоемах с повышенным содержанием органических веществ. Отмечен в почвах, солоноватых водах, в мацерациях экскрементов.

28. C. minimus Mylnikov, 1989. (Табл. X, рис. 14а—в).

Мыльников, 1985 : 17—18, рис. 1—14.

Тело удлиненно-яйцевидной или удлиненно-овальной формы. На переднем конце имеется протоплазматический вырост, окружающий основание переднего жгутика. Длина 3,3—6 мкм, ширина 1,8—2,6 мкм. Жгутики примерно равной длины и равны длине тела. 1 сократительная вакуоль расположена латерально в передней или средней части тела. При ползании в задней части постоянно образуются псевдоподии различной формы. У питающихся особей псевдоподии образуются в любом участке тела. Цисты тонкостенные, 2—2,5 мкм в диаметре.

Отмечен в Рыбинском водохранилище, в озерах Карелии и Мурманской области.

Внешне напоминает *C. cometa* Hollaude, emend. Mylnikov, 1986, но мельче размерами и не образует дихотомически ветвящихся псевдоподий.

Род Helkesimastix, Woodcock et Lapage, 1914.

Woodcock et Lapage, 1914 : 353.

Плавательный жгутик сильно редуцирован, рулевой жгутик соединен с телом по всей его брюшной стороне, место соединения отмечается двойным рядом гранул. Известен 1 вид.

H. faccicola Woodcock et Lapage, 1914. (Табл. X, рис. 15а—в).

Woodcock et Lapage, 1914 : 353—368, Pl. 13—14.

Тело яйцевидной или удлиненно-яйцевидной формы с заостренным и вытянутым задним концом, продолжением которого служит рулевой жгутик. Длина 8 мкм, ширина 3 мкм. Плавательный жгутик очень короткий и с трудом виден в световой микроскоп, рулевой приблизительно в 2 раза длиннее тела. Сократительная вакуоль в задней части тела. Тело гибкое, метаболирующее, особенно в задней части, где выросты протоплазмы образуют «хвост», следующий вдоль заднего жгутика. Ползает довольно быстро и прямолинейно.

Встречается в илах, обрастаниях. Копрофил.

СЕМЕЙСТВО *BODOMORPHIDAE*, 1952.

Род Bodomorpha Hollande, 1952.

Hollande, 1952 : 680; Hollande, 1942
(*Pseudobodo* nec. *Pseudobodo* Griessmann, 1914)

Прежде (Hollande, 1952; Жуков 1971) данных жгутиконосцев включали в систему бодонид, хотя было известно отсутствие у них кинетопласта. Электронномикроскопическое изучение *B. reniformis* позволило уточнить строение бодоморфид (Мыльников, 1984), и включить их в отряд *Cercomonadida*.

Жгутиконосцы овальной или бобовидной формы. Тело уплощено и при движении повернуто боковой стороной к субстрату. Два гетеродинамичных жгутика, плавательный направлен не прямо вперед, а слегка подогнут под брюшную сторону. Жгутики выходят из жгутикового кармана. В отличие от Cercomonas метаболия тела незначительная. Короткие псевдоподии возникают только при приеме пищи.

Известны 2 вида.

1. B. reniformis Zhukov, 1978. (Табл. X, рис. 16а, б).

Zhukov, 1978 : 122—123, Табл. II, рис. 6а—е.

Тело чаще всего овальной или бобовидной формы, с боков уплощенное и при движении повернуто боковой стороной к субстрату. Длина 6,5—8,5 мкм, ширина 3,5—4,5 мкм, толщина 2—2,5 мкм. На переднем конце имеется небольшой загнутый рострум. Жгутики выходят из жгутикового кармана в основании рострума. Плавательный жгутик значительно короче тела и подогнут к брюшной стороне, рулевой длиннее тела примерно в 1,5 раза, 1 сократительная вакуоль обычно расположена медиально ближе к брюшной стороне. Псевдоподии образуются редко, лишь при питании, короткие. Ползком передвигается не быстро, тело при этом часто отклоняется вбок от оси движения.

В старых культурах наблюдается сильная изменчивость формы тела. Тело может становиться узким, серповидным, часто в заостренным задним концом.

Встречается во всех водохранилищах р. Волги.

2. B. minima Hollande, 1942. (Табл. рис.)

Hollande, 1942 : 215—296, Pl. XVII, fig. 53—55 (Pseudobodo); Hollande, 1952 : 680.

Тело овальной почти шаровидной формы, 4—5 мкм длины, 3—4 мкм ширины. Плавательный жгутик короче тела рулевой длиннее тела в 2 раз. Копрофил.

4.5. Отряд *Diplomonadida (Wenyon) Brugerolle*

(*Distomata* Klebs 1892; *Diplozoa* Dangeard 1910.

Жгутиконосцы с двойным симметричным набором органелл, образующих единый комплекс. Жгутиков 4—8, часть из них двигательные (плавательные), другие — рулевые. 2 ядра расположены в передней части тела. Сократительных вакуолей 1 или несколько. Две ротовые (воспринимающие пищу) бороздки располагаются продольно вдоль оси тела. Поверхность тела покрыта неровными гранями и бороздками. Цисты известны. Свободноживущие и паразиты. Свободноживущие формы большей частью анаэробы. Размножение продольным делением. Бактериотрофы и гистофаги.

В отряд включаются 3 рода.

Определительная таблица родов

1. Жгутиков 3 пары, все плавательные . . . . *Trigonomonas*
   — Жгутиков 4 пары 2
2. 3 пары плавательных жгутиков, по 3 жгутика с каждой стороны, 1 пара рулевых . . . . *Hexamita*
   — Рулевых жгутиков как таковых нет . . . . *Trepomonas*

Trigonomonas Klebs, 1893.

Тело уплощенное, винтообразно скручено, слабо метаболирующее. От переднего конца тела латерально и назад тянутся 2 ротовых бородзки. Из верхних участков бороздок отходят 6 неравных жгутиков, по 3 с каждой стороны. Все жгутики плавательные. 2 ядра (двойное ядро) удлиненной формы расположены в передней части тела. 1 или несколько сократительных вакуолей. Цисты шаровидные с прочной оболочкой. Плавающие формы, двигаются, вращаясь вдоль продольной оси тела.

Определительная таблица видов

1. Тело сильно сплющено и скручено, две пары жгутиков закручены вокруг тела. . . . . *T. tortuosa* (стр. 96)
   — Тело слегка уплощено 2
2. Тело грушевидной или почти треугольной формы с расширенным передним концом, длина 24—33 мкм, ширина 10—16 мкм. . . . . . *T. compressa* (стр. 97)
   — Тело овальной или ромбовидной формы, длина 20—25 мкм, ширина 15—25 мкм . . . . *T. inflata* (стр. 97).

1. T. **tortuosa** Skuja, 1956 (Табл. IX, рис. 10а-в)

S k u j a, 1956:109, Tab. XII, fig. 7—10.

Тело сильно сплющено и скручено, в плане яйцевидной формы с закрученными концами, передний конец более широкий. Формой напоминает спиральную ленту. Два передних жгутика примерно в 2 раза длиннее тела, две пары других примерно равны длине тела и спирально закручены вокруг него. Длина тела 16—17 мкм, ширина 5—8 мкм, толщина 2—5 мкм. Сократительных вакуолей несколько.

Встречается в загрязненных водоемах, в очистных сооружениях.

2. T. **compressa** Klebs, 1893 (Табл. IX, рис. 11)

K l e b s, 1893: Taf. XV, fig. 5a-g; Skuja, 1956:108, Taf.XIII, fig. 1—2.

Тело грушевидной или почти треугольной формы с расширенным и закругленным передним концом. Тело слегка уплощено. Ротовые бороздки немного закручены. Жгутики неравной длины. Передняя пара примерно равна длине тела, остальные короче. Длина тела 25—30 мкм, ширина 10—14 мкм. Сократительных вакуолей несколько.

Встречается в загрязненных водоемах, в сооружениях биологической очистки.

3. T. **inflata** Skuja, 1956 (Табл. IX, рис. 12а,б

S k u j a, 1956:110, Tab. XIII, fig. 11—13.

Тело в плане овальной или ромбовидной формы. Передний конец закруглен или срезан, задний конец иногда двулопастной. Жгутики резко неравной длины, передняя пара примерно равна длине тела, две дургих пары очень короткие и равны 1/9—1/3 длины тела. Длина тела 20—25 мкм, ширина 15—25 мкм, толщина 7—15 мкм. Сократительных вакуолей несколько.

Встречается в загрязненных водоемах, в очистных сооружениях.

Род **Hexamita** Dujardin. 1838

D u j a r d i n. 1838:296; Klebs, 1893:341 (Urophagus).

Тело овальной, яйцевидной, веретеновидной или булавовидной формы, метаболирует. Три пары двигательных (плавательных) жгутиков отходят спереди и направлены в стороны. Две пары рулевых жгутиков лежат в ротовых бороздках и выходят за пределы тела сзади. 2 ротовые бороздки тянутся от переднего конца тела назад. 2 ядра в передней части тела. 1 или несколько сократительных вакуолей. Размножение продольным делением надвое. Плавают вращаясь вокруг продольной оси тела.

Определительная таблица видов

1. Тело овальной, яйцевидной или булавочной формы 2
   — Тело веретеновидной или удлиненно-цилиндрической формы, рулевые жгутики чуть выступают с заднего конца тела, длина тела 22—27 мкм . . . . *H. fusiformis* (стр. 98)

4 Заказ 67

2. Тело овальной или широкоовальной формы 3
— Тело яйцевидной или булавовидной формы 4
3. Ротовые бороздки доходят до заднего конца тела, плавательные жгутики примерно равны длине тела, рулевые немного короче. 1 сократительная вакуоль, длина тела 13—25 мкм . . . . *H. inflata* (стр. 98)
— Ротовые бороздки не доходят до заднего конца тела, плавательные жгутики длиннее тела, рулевые скручены своими концами, сократительных вакуолей несколько, длина тела 11—19 мкм . . . . *H. tremelloranis* (стр. 99)
4. Тело яйцевидной формы 5
— Тело булавовидной или удлиненно-яйцевидной формы. 7
5. Передний конец широко закруглен, на заднем конце имеется небольшой пальцевидный вырост, сократительные вакуоли расположены с боков тела, длина тела 20—26 мкм . . . . *H. fissa* (стр. 99)
— Передний конец сужен 6
6. Тело широкояйцевидной формы, ротовые бороздки короткие и не доходят до середины тела, задний конец не изрезан, длина тела 10—13 мкм . . . . *H. pusilla* (стр. 99)
— Тело яйцевидной формы, задний конец изрезан, длина тела 24—35 мкм . . . . *H. crassa* (стр. 99)
7. Тело удлиненно-яйцевидной формы, задний конец вилкообразно раздвоен, длина тела 10—12 мкм . . . . *H. furcata* (стр. 100)
— Тело булавовидной или широковеретеновидной формы 8
8. Задний конец заострен, с небольшим пальцевидным выростом, длина тела 16—25 мкм . . . . *H. rostratus* (стр. 100)
— Задний конец сужен, но не заострен 9
9. Плавательные жгутики заметно длиннее тела, тело может метаболировать с образованием выступов, 1—2 сократительных вакуолей в задней части, длина тела 12—30 мкм . . . . *H. mutabilis* (стр. 101)
— Плавательные жгутики примерно равны длине тела, 4—5 сократительных вакуоли, длина тела 11—22 мкм . . . . *H. caudata* (стр.)

1. **H. fusiformis** Klebs, 1893 (Табл. IX, рис. 13)

Klebs, 1893:339, Taf. XVI, Fig. 1a-e.

Клетки удлиненно-цилиндрические или веретеновидные, 22—27 мкм длины, 10—12 мкм ширины. Ротовые бороздки доходят до заднего конца клетки, немного закручены. Задние жгутики чуть выступают с заднего конца тела. Систола сократительной вакуоли в задней части тела.

Полисапроб. Встречается в загрязненных водах.

2. **H. inflata** Dujardin, 1838 (Табл. IX, рис. 14)

Dujardin, 1838:296

Форма тела изменчивая, от почти шаровидной до цилиндрической, 13—25 мкм длины, 9—12 мкм ширины. Ротовые бороздки располагаются сзади. Передние шесть жгутиков равны длине тела, два задних короче. Одна большая сократительная вакуоль расположена в задней части тела. Пищеварительных вакуолей много.

Обычный вид, встречается в сооружениях биологической очистки, отмечен в бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ. В пробах сильно развивался в погибших инфузориях, ракообразных, хирономидах и т. п.

3. **H. tremelloranis** Skuja, 1939 (Табл. IX, рис. 15)

Skuja, 1939:

Клетки овальные, спереди закручены, с выступающими небольшими ротовыми бороздками. Тело метаболирует. Ротовые бороздки составляют 1/5—1/3 длины тела и не доходят до заднего конца тела. 2 рулевых жгутика тянутся на 3/4 длины тела, часто скручиваясь своими концами. 3—4 сократительные вакуоли. Запасные вещества в виде светопреломляющих гранул часто заполняют все тело. При плавании двигательные жгутики работают попеременно. Длина 16—19 мкм, ширина 8—13 мкм.

Встречается в сточных водах, отстойниках, аэротенках, окситенках, аэрофильтрах.

4. **H. fissa** Klebs, 1893 (Табл. IX, рис 16)

Klebs, 1893:338, Taf. XV, Fig. 8a-в.

Клетки обратно-яйцевидные, сужены сзади, 20—26 мкм длины, 9—13 мкм ширины. Ротовые бороздки не доходят до заднего конца тела. Задние жгутики располагаются в ротовых бороздках. По 2 сократительные вакуоли лежат по бокам тела. На заднем конце тела имеется небольшой пальцевидный выступ.

Встречается в очистных сооружениях, отмечен в бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ, под сплавинами.

5. **H. pusilla** Klebs, 1893 (Табл. IX, рис. 17)

Klebs, 1893:338, Taf. XV, Fig. 6a-в.

Клетки яйцевидные или овальные, спереди слегка заострены. Ротовые бороздки короткие, не доходят до середины тела. Двигательные жгутики равны длине тела. Рулевые свободно отходят от середины тела. 2 ядра спереди. Сократительная вакуоль сзади. Движение разнонаправленное, медленное, вращательное.

Длина 10—13 мкм, ширина 8—10 мкм.

Встречается во вторичных отстойниках.

6. **H. crassa** Klebs, 1893 (Табл. XI, рис 1)

Klebs, 1893:339, Taf. XV, Fig. 9a-в.

Клетки яйцевидные, спереди сужены, сзади закруглены и изрезаны. Клетки имеют 4 бороздки, из них в 2-х ротовых лежат рулевые жгутики. Ротовые

бороздки примерно равны половине длины тела. 2 ядра спереди. Цитоплазма гомогенная. Сократительные вакуоли в заднем конце тела. Движение быстрое, вращательное. Длина тела 24—35 мкм, ширина 14—18 мкм.

Обнаружен в аэрофильтрах, вторичных отстойниках, аэротенках.

7. H. furcata Mylnikov, 1978 (Табл. XI, рис. 2а,б)

Мыльников, 1978:126, Табл. 3, рис. 3а,б.

Клетки булавовидные, 10—12 мкм длины, 4—5 мкм ширины. Задний конец тела более узкий, на конце вилкообразно раздвоен. От раздвоенного конца отходят два жгутика. Передние жгутики отходят от апикального конца клетки и равны длине тела. 1 сократительная вакуоль в задней части тела.

Обнаружен в очистных сооружениях. Развивается в погибших животных.

Напоминает паразитических жгутиконосцев рода *Octomitus* Prowazek.

8. H. rostratus Klebs, Stein, 1878. (Табл. рис.)

Klebs, 1893:341, Taf. XVI, fig. 2a-e (Urophagus rostratus); fig. 3 (U. angustatus); Stein, 1878, Taf. III, Авв. VI.

Клетка яйцевидной или веретеновидной формы, передний конец слегка сужен. Ротовые бороздки доходят почти до заднего конца тела и расположены с боков от клювовидного выроста. Рулевые жгутики выходят из ротовых бороздок и примерно равны длине тела. Длина тела 16—25 мкм, ширина 6—12 мкм. Плавает вращаясь. Встречается в загрязненных водоемах, в илах, в очистных сооружениях.

9. H. mutabilis Mylnikov, 1978 (Табл. XI, рис 3а-в)

Мыльников, 1978 Табл. III, рис. 1а-г.

Клетки чаще булавовидной формы с более широкой передней частью, 30 мкм длины, 8—10 мкм ширины. В культуре некоторые особи образуют отросток сзади или спереди. Шесть жгутиков отходят от передней части клетки и примерно равны ее длине. Два задних жгутика отходят из ротовых бороздок и равны 1/3—1/4 длины тела. 1—2 сократительные вакуоли расположены в задней части тела. В протоплазме содержится большое количество пищеварительных вакуолей и влкючений.

Встречаются в сооружениях биологической очистки, отмечены в бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ.

Напоминает *H. caudata*. Отличается большими размерами, более длинными передними жгутиками и способностью образовывать длинный отросток в передней или задней части тела.

10. H. caudata (Skuja) Starmach (Табл. XI, рис 4)

Skuja, 1939 (Urophagus caudatus): Starmach, 1968:417, rys. 799.

Клетки булавовидные или широковеретеновидные. Длина тела 11—22 мкм, ширина 5,5—9,5 мкм. Передний конец тела конусовидный, задний (оттянут) удлинен. Сзади расположены две воспринимающие пищу бороздки. Шесть свободных передних жгутиков отходят от апикального конца клетки и направлены в стороны, два задних лежат в бороздках. Двойное ядро расположено в передней части тела. Сократительные вакуоли (4-5) в задней части тела.

Встречается в сооружениях биологической очистки, в мелких водоемах с илистым дном, отмечен в бентосе Рыбинского и Иваньковского водохранилищ.

Род Trepomonas Dujardin, 1814.

Тело уплощенное, метаболирующее, в поперечном сечении «S» образной формы. По бокам клетки расположены кармановидные ротовые (цитостомальные) бороздки. От верхней части каждой из бороздок отходят 4 жгутика. У разных видов 1 или 2 пары жгутиков значительно длиннее остальных и служат для плавания. Более короткие жгутики обычно лежат в ротовых бороздках и участвуют в захвате пищи. 2 удлиненных ядра в передней части клетки. Сократительные вакуоли циркулируют в цитоплазме и опорожняются в задней части тела. Плавающие формы, двигаются, вращаясь вдоль продольной оси тела.

Определительная таблица видов

1. Клетка имеет 1 пару длинных и 3 пары коротких жгутиков, длина 13—25 мкм . . . . *T. agilis* (стр. 101)
— Клетка с 2 парами длинных и 2 парами коротких жгутиков 2
2. Тело широкоовальной формы, не скручено, длина 10—13 мкм . . . . *T. rotans* (стр. 102)
— Тело яйцевидной или треугольной формы, с узким задним концом, длина 7—11 мкм . . . . *T. steini* (стр. 102)

1. T. agilis Dujardin, 1841 (Табл. XI, рис. 5)

Dujardin, 1841:294, Taf, III, fig. 14; Stein, 1878, Taf. III, Авв. III, fig. 4—14; Klebs, 1893: Taf. XVI. fig. 7a-c (var. *communis*); Taf. XVI. fig. 6a-c (var. *simplex*).

Клетка яйцевидной формы, длина 13—25 мкм, ширина 9—19 мкм. Ротовые бороздки хорошо выражены. Два длинных плавательных жгутика направлены в стороны. 3 пары коротких жгутиков по 3 с каждой стороны лежат в ротовых бороздках. Сократительных вакуолей несколько.

Ряд авторов выделяют var. *simplex* и var. *communis*. у *T. var. communis* ро-

товые бороздки короткие, задняя часть тела вздута, у *T. var. simplex* ротовые бороздки более длинные и проходят почти по всей боковой стороне тела.

Встречается в сточных водах, отстойниках.

Полисапроб.

2. **T. rotans** Klebs, 1893 (Табл. XI, рис. 6а, б)

Klebs, 1893: Taf. XVI, fig. 4a-c.

Клетка широкоовальной формы, уплощенная. Длина 10—13 мкм, ширина 7—8 мкм. Ротовые бороздки широкие. Два длинных жгутика, значительно длиннее тела, направлены вперед и 2 назад. Две пары коротких жгутиков находятся в ротовых бороздках. 1 сократительная вакуоль обычно во второй половине тела. Плавает медленно, вращаясь вокруг продольной оси.

Встречается в проточных фильтрах, отстойниках, в илах.

Полисапроб.

3. **T. steini** Klebs, 1893, (Табл. XI, рис. 7)

Klebs, 1893, Taf. XVI. fig. 5a-d; Stein, 1878, Taf.III. Авв. III, fig. 2—4 (T. agilis).

Клетка обратнояйцевидной или почти треугольной формы, с расширенным и закругленным передним концом. Задняя часть тела скручена, длина 7—11 мкм, ширина 5,5—6 мкм. Две пары длинных жгутиков направлены в стороны, две пары коротких находятся в ротовых бороздках. Плавает скачкообразно.

Встречается в очистных сооружениях, в илах озер и водохранилищ.

Полисапроб.

В пределах отряда *Diplomonadida* мы условно также сохраняем род *Tetramitus* Perty, хотя систематическое положение данных жгутиконосцев остается спорным. Ранее их включали в отряды *Protomonadida* Blochmann (Doflein, 1929), *Protomastigina* Lemm., (Lemmermann, 1914) или *Polymastigina* Skuja (Skuja, 1956). В последней зоологической классификации Protozoa, предложенной Комитетом по систематике и таксономии в 1980 г. род *Tetramitus* был перенесен в отряд *Schizoperinida* Singh, 1952, входящий в свою очередь в систему саркодовых. Однако, на наш взгляд, данная группа жгутиконосцев имеет общие черты с дипломонадами, хотя обнаружение сложного жизненного цикла с трансформацией в амеб (у одного вида), ставит этот род особняком.

Род Tetramitus Perty, 1852.

Клетки слабо метаболирующие. Ротовое отверстие в виде бороздки, тянущееся от апикального конца к задней части тела. 4 неравных жгутика, частично плавательные, частично рулевые. Сократительная вакуоль чаще всего одна. Ядро пузырьковидного типа. Митохондрии отсутствуют. Двигаются обычно активно, вращаясь. Анаэробы.

Определительная таблица видов

1. Жгутики отходят от апикального конца клетки 2
— Жгутики отходят ниже апикального конца тела, с вентральной стороны. Тело широкояйцевидное с заостренным задним концом, 11—13 мкм длины . . . . 1. *T. pyriformis* (стр. 103)
2. Тело широкояйцевидной или близкой формы, с заостренным задним концом. 2 жгутика более коротких, 2 более длинных. Длина тела 17 мкм . . . . 2. *T. sulcatus* (стр. 103)
— Тело веретеновидной формы, 3 жгутика более длинные, 1 короче. Длина тела 15—23 мкм . . . . 3. *T. descissus* (стр. 103)

1. **T. pyriformis** Klebs, 1893 (Табл. XI, рис. 8а-г)

Клетки обратнояйцевидной формы, с заостренным задним концом, с более выпуклой дорзальной частью. Длина тела 11—13 мкм, ширина 10—12 мкм. Ротовая бороздка узкая, доходит до заднего конца тела. Ядро в передней части тела. Сократительная вакуоль в задней части тела.

Встречается в загрязненных водах с дефицитом кислорода, в очистных сооружениях.

2. **T. sulcatus** Klebs, 1893 (Табл. XI, рис. 9)

Клетки широкояйцевидной формы, с коротко заостренным задним концом, длина 13—20 мкм, ширина 4—9 мкм. Ротовые бороздки веретеновидной формы. Жгутики неравной длины, два более длинных, два более коротких. Ядро в передней части тела, сократительная вакуоль сзади.

Встречаются в загрязненных водах.

3. **T. descissus** Perty, 1852 (Табл. XI, рис. 10)

Клетки веретеновидной формы, со скошенным передним концом. Длина тела 13—28 мкм, ширина 7—15 мкм. Ротовая бороздка овальная, короткая. Жгутики неравной длины, один длиннее, три заметно короче. 1—3 небольшие сократительные вакуоли в переднем конце тела, 1 большая вакуоль (несократимая?) в задней части тела.

Встречается в загрязненных водоемах.

4.6. Отряд *Thaumatomonadida* Schirkina, 1987.

Жгутиконосцы с двумя неравными гетеродинамичными жгутиками, без мастигонем. С двумя попеременно пульсирующими сократительными вакуолями в переднем конце. Тело покрыто мелкими чешуйками. Ядро пузырьковидное. Митохондрии с трубчатыми кристами. Кинетопласт отсутствует. Псевдо-

подии у вегетативных клеток образуются в строго определенном месте, ближе к переднему концу. Жизненный цикл включает: одноядерную подвижную особь, стадию небольшого многоядерного плазмодия, стадию агрегации, стадию крупного плазмодия с последующей его фрагментацией и стадию цисты. Цисты с двойной оболочкой, с крупной светопреломляющей пробочкой.

Отряд включает один род *Thaumafomonas* De Saedeleer, 1931 и один вид *T. lauterborni* De Saedeleer, 1931.

До выделения тауматомонадид в самостоятельный отряд они формально относились к бодонидам (Hollande, 1952; Жуков, 1971). Действительно, внешне, особенно в подвижной вегетативной стадии они очень напоминают бодонид и формой тела, и двумя гетеродинамичными жгутиками. А временно возникающие псевдоподии сближают их с церкомонадами. Однако работа, проведенная по изучению ультраструктуры и жизненного цикла (Ширкина, 1982 а, б; 1987; Карпов, Жуков, 1987) этих жгутиконосцев, выявила их уникальность. Особенности строения тауматомонадид оказались настолько значительны, что возникла необходимость их выделения в самостоятельный отряд.

Можно отметить, что тауматомонасы объединяют в себе свойства и признаки растительных и животных флагеллат. Уже говорилось об общих чертах данных жгутиконосцев с церкомонадами — способность образовывать псевдоподии и наличие в жизненном цикле плазмодиев. С другой стороны, наличие кремниевых чешуек и цист с пробкой сближает их с хризофитовыми водорослями. По своим особенностям жизненного цикла (наличие жгутиковой и амебоидной стадии, способность к слиянию клеток) они одновременно близки к миксомицетам. По особенностям развития микротрубочковых систем они в свою очередь очень близки к хлоромонадовым водорослям.

Род Thaumafomonas De Saedeleer, 1931.

1. **T. lauterborni** De Saedeleer, 1931 (Табл. XI, рис. 11а-в)

D e S a e d e l e e r, 1931:89

Тело овальной или удлиненно-овальной формы, в дорзовентральном направлении значительно сплющено. Длина 10—15 мкм, ширина 5—6 мкм. Жгутики выходят из апикально расположенного жгутикового кармана. Плавательный жгутик очень короткий, равен примерно 1/4 длины тела, рулевой длиннее тела примерно в 1,5 раза и несет мастигонемы. В жгутиковый карман опорожняются две сократительные вакуоли, расположенные латерально. Тело покрыто мелкими овальными чешуйками, невидимыми в световой микроскоп, но из-за их присутствия мембрана клетки в световом микроскопе смотрится более толстой. На брюшной стороне, начинаясь от переднего конца и продолжаясь примерно до середины тела, расположена бороздка, лишенная чешуек. Ядро в передней трети тела. Псевдоподии образуются из вентральной бороздки, разветвленные, разной формы. Образование псевдоподий происходит при остановке и питании. Питается бактериями.

Передвигается обычно ползком, довольно быстро и прямолинейно скользя по субстрату, реже плавает.

В культурах возможно проследить отдельные стадии жизненного цикла. Деление, слияние отдельных клеток в плазмодии, стадии плазмодия, его фрагментацию и образование цист.

Встречается повсеместно в водоемах мезосапробного типа, обычен в мелководной зоне Рыбинского водохранилища.

4.7 Отряд *Apusomonadida* Karpov et Mylnikov, 1983

Гетероконтные жгутиконосцы с хоботком на переднем конце. На нижней поверхности клетки имеется вентральная бороздка (желоб), ограниченная краевыми складками. Покровы тела образованы двойной мембраной. Жгутики без мастигонем. Ядро пузырьковидного типа. Митохондрии с трубчатыми кристами. Цисты не обнаружены. Для некоторых видов характерны плазмодии. Пресноводные и морские организмы.

Уникальность признаков жгутиконосцев, выявленных с помощью электронного микроскопа (Vickerman et al., 1974; Карпов, Жуков, 1984; Karpov, Zhukov, 1986), вызвала необходимость выделения данных жгутиконосцев в самостоятельный отряд.

В настоящее время отряд включает 2 рода: *Apusomonas* и *Amastigomonas*, последний ранее (Жуков, 1971) относился к бодонидам.

Род Amastigomonas, не говоря о деталях ультратонкого строения, отличается от рода Apusomonas прежде всего передним положением ядра и повышенной метаболией тела.

Род Apusomonas Alexeieff, 1924

A l e x e i e f f, 1924:27—49, Textfig., 1—16; К а р п о в, Ж у к о в, 1980 : 1733—1734, рис. а-в.

Жгутиконосцы с уплощенным, неметаболирующим телом и двойной мембраной. От апикальной части тела отходит хоботок, начинающийся в выемке на брюшной стороне тела. Передний жгутик проходит внутри хоботка, задний жгутик расположен в брюшной бороздке и в световой микроскоп не виден. Митохондрии с трубчатыми кристами. Ядро пузырьковидного типа в задней части тела. Ползающие организмы. Известен 1 вид.

1. **A. proboscidea** Alexeieff, 1924 (Табл. XI, рис 12а-в)

A l e x e i e f f, 1924:27—49, Textfig. 1—16; К а р п о в, Ж у к о в, 1980:1733—1734 (Rostromonas applanata).

Тело овальной формы, сильно уплощено в дорзовентральном направлении, спинная сторона слегка выпуклая. Длина 8—14 мкм, ширина 6—8 мкм. Тело

неметаболирующее, покрыто двойной мембраной. Из выемки, расположенной на вентральной стороне тела, выходит хоботок, выступающий спереди на 2/3 длины тела. Хоботок состоит из двух хорошо различимых частей: базальной, более толстой, и апикальной, более тонкой, бичевидной. Внутри хоботка находятся две аксонемы. Одна направлена вперед, проходит внутри бичевидной части хоботка и выходит из него в виде волосовидного отростка. Другая направлена от основания бичевидной части назад, проходит в толстой части хоботка и продолжается под телом жгутиконосца в вентральной бороздке. В световой микроскоп задний жгутик обычно не виден, равен или короче тела. Вентральная бороздка начинается в хоботке, проходит до задней трети клетки. Ядро пузырьковидного типа, овальной формы лежит в самой задней части тела. Одна сократительная вакуоль в задней части тела, обычно слева от ядра. Питается бактериями с помощью коротких псевдоподий, образующихся в выемке на брюшной стороне, в задней части тела. Передвигается медленно, ползком, с помощью маховых движений хоботка.

Встречается в большинстве водоемов СССР, хотя и немногочислен. Отмечен в очистных сооружениях, сточных водах. Довольно большая численность наблюдается в почвенных вытяжках из оранжерейной почвы.

Род Amastigomonas De Saedeleer, 1931.

De Saedeleer, 1931:89; Larsen and Patterson, 1990:121 (Thecamonas).

Тело удлиненно-овальной формы, сильно метаболирующее, иногда с образованием псевдоподий. От апикальной части тела отходит протоплазматический хоботок. Жгутики гетеродинамичные, но в световой микроскоп обычно не видны. 1 проходит внутри хоботка, рулевой лежит в брюшной бороздке. Ядро пузырьковидного типа в передней части тела. Митохондрии с трубчатыми кристами. Ползающие организмы. Известно два вида.

1. **A. caudata** Zhukov, 1975 (Табл. XI, рис. 13а-в)

Жуков, 1975:25—26, рис. 1-11.

Мелкий удлиненно-овальный жгутиконосец, иногда с заостренным и слегка отогнутым в сторону задним концом. Длина 6—8 мкм, ширина 3—3,5 мкм. Тело значительно метаболирует. Метаболия с образованием длинной псевдоподии особенно характерна для задней части тела. От апикальной части клетки отходит короткий протоплазматический хоботок, равный 1/3—1/2 длины тела. Рулевой жгутик примерно равен длине тела, лежит в брюшной бороздке и в световой микроскоп обычно не виден. От оболочки клетки отходят трубчатые нити, обычно невидимые при малых увеличениях микроскопа. Ядро в отличии от *Apusomonas* располагается в передней части тела. Одна сократительная вакуоль в задней части. Передвигается медленно, ползком с помощью маятникообранных движений хоботка. Питается мелкими бактериями, захватываемыми с помощью хвостовой псевдоподии. Имеются плазмодии.

Встречается в мезоспробных водоемах. Отмечен для мелководной части Рыбинского водохранилища.

2. **A. debruynei** De Saedeleer, 1931 (Табл. XI, рис. 14а-в)

De Saedeleer, 1931:89, fig. 4a-d.

Тело неправильно-овальной формы, 5 мкм длины, 2,8 мкм ширины. Протоплазматический хоботок равен половине длины тела. Сильно метаболирует. Напоминает *A. caudata*, но мельче и не образует постоянных псевдоподий.

4.8. Отряд *Spiromonadida* Krylov et Mylnikov, 1986.

Облигатные хищники, высасывающие жертву. Два гетеродинамичных жгутика без мастигонем. Передний жгутик выходит из жгутикового кармана. Тело покрыто плазмалеммой, под которой располагаются 2 мембраны. На поверхности клетки имеются микропоры. В апикальной части клетки имеется коноид, сформированный лентой из микротрубочек, передний конец которой замкнут в кольцо. Цитостом отсутствует. Митохондрии с трубчатыми кристами. Ядро пузырьковидного типа. Размножение в цистах.

Формой тела напоминает *B. saltans* или *B. angustatus*.

Ранее спиромонадиды формально были отнесены к бодонидам (Hollande, 1952; Жуков, 1971). Изучение ультраструктуры трех видов (Brugerolle et Mignot, 1979; Foissner W. et Foissner J., 1984; Крылов, Мыльников, 1986) позволило сделать вывод об их родстве со споровиками и объединить часть из них вместе со спиромоносами в один отряд. Среди свободноживущих спиромонадид в настоящее время известен лишь один род *Spiromonas*.

Род Spiromonas Perty, 1852

Perty, 1852:171; Kent, 1880:421 (Dinomonas); Alexeieff, 1918:32 (Alphamonas).

1. **S. angusta** (Duj.) Alexeieff, 1929 (Табл. XI, рис. 15а-д)

Dujardin, 1841:299, pe. VI, fig. 24 *(Heteromita);* Alexeieff, 1918:32 *(Alphamonas coprocola)*; 1924 : 37, pe. 2—3 *(Alphamonas edax)*; 1929; 672, fig, XIII, XIV *(Spiromonas)*.

Форма тела яйцевидная или удлиненно-яйцевидная с заостренным в виде рострума передним концом. Длина тела 8—12 мкм, ширина 3—4 мкм. Два жгутика отходят субапикально, ниже рострума. Плавательный жгутик выходит из жгутикового кармана и примерно равен длине тела, рулевой в 2 раза

длиннее. Ядро расположено примерно в средней части тела. Одна сократительная вакуоль в передней. Кинетопласт отсутствует.

Большую часть времени жгутиконосец находится в плавающем состоянии. Плавает быстро, зигзагообразно, вращаясь вокруг продольной оси тела. Облигатный и активный хищник. Нападает над других жгутиконосцев и даже инфузорий. Внедряясь рострумом в жертву высасывает ее содержимое. В процессе питания в задней части тела формируется одна большая пищеварительная вакуоль, задний конец тела при этом может сильно раздуваться. После поглощения нескольких жертв спиромонас округляется, теряет подвижность и формирует цисту. В цисте происходит процесс деления особи. Обычно из цисты выходят две, четыре иногда три дочерних особи. Формой тела они отличаются от «взрослых», более узкие, гибкие и напоминают голодных спиромонасов.

Встречаются повсеместно в местах скопления других зоофлагеллат, в природных пробах, в очистных сооружениях. При наличии достаточного количества жертвы численность спиромонасов может быстро и значительно возрастать.

Кроме *S. angusta* известны еще два вида: *S. perforans* Hollande и *S. gonderi* Foissner. Оба вида напоминают внешне S. angusta, отличаются рядом ультраструктурных признаков и объектом питания. Первый обычно нападает на фитофлагеллат *Chilomonas paramecium*, второй — на инфузорий *Colpoda*.

4.9. Отряд *Cryptomonadida* Ehrenberg, 1832

Клетки со скошенным передним концом, глубокой глоточной выемкой в апикальной части. Два слегка неравных жгутика направлены вперед. Глотка окаймлена трихоцистами. Тело не метаболирующее, покрыто толстой пелликулой.

Большинство представителей отряда являются типичными водорослями, но часть это бесхлоропластные (бесцветные) гетеротрофы. Наиболее распространенные формы бесцветных криптомонад приводятся ниже.

I. Род **Cyathomonas** Fromental, 1874

Монотипический род

1. **C. truncata** (Fres.) Fisch (Табл. XI, рис. 1а,б)

Клетки сильно уплощенные с боков, неметаболирующие, широкоовальной формы, со скошенным передним концом, 7—20 мкм длины, 2,5—4 мкм ширины. На скошенном конце открывается воронкообразная глотка, окаймленная по краям трихоцистами. 2 жгутика слегка неравной длины, короче тела, отходят от переднего конца и оба направлены вперед. Одна сократительная вакуоль в передней части тела. Крупное пузырьковидное ядро расположено почти медиально.

Ползающие или свободноплавающие.

Обычен в водоемах мезотрофного типа, встречается в планктоне и обрастаниях, тяготеет к субстрату.

II. Род **Chilomonas** Ehrenberg, 1832

Клетки слегка уплощенные, удлиненно-яйцевидной, грушевидной или цилиндрической формы. Передний конец скошен, с заметным ростральным выступом. Жгутики примерно равной длины отходят субапикально и направлены вперед.

1. **Ch. paramaecium** Ehrenberg, 1832. (Табл. XII, рис. 2а,б)

Клетки удлиненно-цилиндрической или близкой формы, слегка уплощены, 20—35 мкм длины, 7—12 мкм ширины и 4—9 мкм толщины. Передний конец скошен, с заметным ростральным выступом. Задний конец может быть сужен, закруглен и слегка оттянут дорзально. Два примерно одинаковых жгутика выходят ниже рострума и направлены вперед. Глотка начинается ниже рострума и воронкообразно сужается внутри тела, в глубине выстлана трихоцистами. Одна сократительная вакуоль в переднем конце выше глотки. Ядро медиально. Протоплазма обычно содержит значительное число крахмальных и липидных зерен. Быстро плавающие жгутиконосцы.

Встречается повсеместно, особенно в стоячих и заросших водоемах.

2. **Ch. acuta** Schiller (Табл. XII, рис. 3а,б)

Клетки обратнояйцевидной, иногда неправильно конической, формы, с более широким передним концом и суженным и заостренным задним. Задний конец может быть отогнут в дорзальную сторону. Длина тела 15—29 мкм, ширина 6—11 мкм. Передний конец скошен. Жгутики примерно равной длины, короче тела, направлены вперед. Одна сократительная вакуоль в передней части клетки. Глотка короткая. Протоплазма с большим количеством включений. Плавает, быстро вращаясь.

Встречается в больших количествах в мелких, заросших водоемах.

3. **Ch. cryptomonadoides** Skuja, 1956 (Табл. XII, рис. 4а-в)

Клетки яйцевидной или грушевидной формы, слегка сжаты с боков, передний конец скошен и закруглен, задний слегка сужен. Глотка начинается субапикально и, ворпонкообразно сужаясь, достигает примерно середины тела. В цитоплазме содержатся светопреломляющие включения. Длина клетки 13—20 мкм, ширина 5—10 мкм, толщина 4—7 мкм. Два почти равных жгутика от-

ходят субапикально и направлены вперед. Одна сократительная вакуоль в передней части тела, под глоткой. Ядро во второй половине тела.

Встречается в планктоне мезотрофных водоемов.

Род Katablepharis Skuja, 1939

1. K. ovalis Skuja, 1948 (Табл. XII, рис 5а,б)

Клетки эллипсовидной или эллипсовидно-яйцевидной формы, 7—13,5 мкм длины и 3—7 мкм ширины. Передний конец слегка скошен, с узкой глоткой, начинающейся субапикально и доходящей примерно до середины тела. Внутренняя часть глотки выстлана мелкими трихоцистами. Два неравных жгутика отходят субапикально из района глотки. Один примерно равен длине тела, другой в 1,5—2 раза длиннее. Одна сократительная вакуоль в апикальной части клетки. Ядро медиально.

Плавает быстро, задним концом вперед.

Встречается в мезотрофных водоемах.

4.10. Отряд *Euglenida* Bütschli, 1884

Жгутиконосцы с 1-2 жгутиками, выходящими апикально из глоточного резервуара. Жгутики гетеродинамичные. Сократительная вакуоль опорожняется в глоточный резервуар. Тело слабометаболирующее, покрыто плотной пелликулой в разной степени структурированной.

Большинство представителей отряда — типичные водоросли, но часть является безхлоропластными гетеротрофами. Наиболее обычные представители бесцветных эвглен приводятся ниже.

Род Anisonema Dujardin, 1841

Клетки слабо метаболирующие или не метаболирующие, обычно сплющенные. На брюшной стороне апикальной части открывается цитостом, ведущий в небольшую глотку, из которой выходят два жгутика, передний и задний (рулевой). Жгутики обычно лежат в бороздках. Задний жгутик более толстый. Брюшные бороздки иногда делят клетку на две половины, в одной расположено ядро, в другой — глотка и сократительная вакуоль. Сократительная вакуоль открывается в глотку. Пелликула плотная иногда в штрихах. Обычно ползающие формы, реже плавающие.

В бассейне Волги наиболее обычны 4 вида.

1. A. ovale Klebs, 1893 (Табл. XII, рис. 6а,б)

Клетки неметаболирующие, уплощенные, овальной или эллипсовидной формы, 11—16 мкм длины, 6—9 мкм ширины. Брюшная сторона с продольной бороздкой. Пелликула гладкая. Передний жгутик примерно равен длине тела, задний (рулевой) примерно в 1,5 раза длиннее. Одна сократительная вакуоль в передней части тела. Ядро медиально и сбоку. Передвигается чаще ползком.

Встречается в стоячих водах с достаточным содержанием органических веществ. Альфа-бета-мезосапроб.

2. A. acinus Dujardin, 1841 (Табл. XII, рис. 7)

Клетки неметаболирующие, яйцевидной или эллипсовидной формы, уплощенные, 26—44 мкм длины, 10—23 мкм ширины. Брюшная сторона плоская, спинная более выпукла. Передний конец слегка сужен. Продольная брюшная бороздка делит клетку на две неравные половины. Передний жгутик примерно равен длине тела, задний примерно в два раза длиннее и заметно толще. Одна сократительная вакуоль в переднем конце тела. Пелликула гладкая или нежно заштрихована.

Ползают по субстрату волоча за собой рулевой жгут, время от времени рывками меняют направления на противоположное.

Встречается в слабо проточных водоемах, редко в планктоне, часто в обрастаниях. Альфа-бета-мезосапроб.

3. A. strenum Skuja, 1948 (Табл. XII, рис. 8)

Клетки слабо метаболирующие, сильно уплощенные, широкояйцевидной формы, 20—26 мкм длины, 18—22 мкм ширины, 7—10 мкм толщины. Передний конец слегка скошен и закруглен, с небольшим углублением. Базальная часть оттянута в небольшой сосок, закругленный на конце. Брюшная бороздка широкая, но слабо выражена. Пелликула довольно толстая с почти продольной штриховкой. Передний жгутик почти в 1,5 раза длиннее тела и характерно дугообразно загнут вправо, задний жгутик короче и немного длиннее тела, обычно загнут в противоположную сторону. Одна сократительная вакуоль рядом с глоткой. Ядро расположено медиально и сдвинуто к левой стороне.

Встречается в слабопроточных водоемах.

4. A. striatum Klebs, 1893 (Табл. XII, рис. 9)

Клетки слабо метаболирующие, удлиненно-эллипсовидные, уплощенные, 15 мкм длины, 7 мкм ширины. Задний конец закруглен, передний имеет выемку. Жгутики выходят из неглубокой бороздки на брюшной стороне, почти равной длины, немного длиннее тела. Задний жгутик дугообразно отогнут в сторону. Пелликула с редкими спиральными штрихами. Сократительная вакуоль сбоку в апикальной части, ядро медиально и сдвинуто вбок. Ползает медленно, слегка подрагивая.

Встречается в стоячих и слабопроточных водах.

Род Entosiphon Stein, 1878

Клетки неметаболичные, слегка сжатые, овальной или яйцевидной формы. Пелликула плотная, продольно заштрихована или ребристая. Два гетеродинамичных жгутика выходят апикально из отверстия глотки. Глотка (цитостом) конической формы (сифон) идет от переднего конца к заднему. Сократительная вакуоль в переднем конце тела, рядом с глоткой. Ползающие, реже плавающие формы.

В бассейне Волги обычны 2 вида.

1. E. sulcatum (Duj.) Stein, 1878 (Табл. XII, рис. 10)

Клетки элипсовидной или слегка яйцевидной формы, 16—47 мкм длины, 10—26 мкм ширины. Передний конец слегка скошен. Пелликуля твердая, с 4—8 ребрами и бороздками между ними. Сифон доходит почти до заднего конца клетки. Жгутики выходят из углубления на брюшной стороне апикальной части. Передний жгутик примерно равен длине тела, задний в 1,5—2 раза длиннее. Движение скользящее, слегка подрагивающее.

Встречается в стоячих водоемах.

2. E. ovatus Stokes, 1888 (Табл. XII, рис. 11)

Клетки яйцевидной или овальной формы, слегка уплощены, 25—28 мкм длины. Передний конец слегка сужен, с субапикальным углублением (начало глотки). Пелликула с 10—12 продольными ребрами. Сифон достигает почти заднего конца клетки. Передний жгутик почти равен длине тела, задний в 2 раза длиннее. Передвигается ползком.

Встречается в основном в стоячих водоемах. Альфа-мезосапроб.

Род Petalomonas Stein, 1859

1. P. pusilla Skuja, 1948 (Табл. XII, рис. 12)

Клетки элипсовидной или удлиненно-элипсовидной формы, слегка уплощенные, 5—12 мкм длины, 2—4 мкм ширины, 1,5—2,5 мкм толщины. Передний конец слегка оттянут и срезан. Жгутик равен или в 1,5 раза длиннее тела, выходит из короткой бутылковидной глотки. Пелликула гладкая, без бороздок и килей. 1 сократительная вакуоль в переднем конце тела рядом с глоткой. Ядро расположено медиально. Передвигается чаще ползком, подрагивая. Задний конец обычно приподнят над субстратом.

Встречается в мезосапробных водоемах, обычен в обрастаниях.

2. P. angusta (Klebs) Lemm., 1910 (Табл. XII, рис. 13 а,б)
Klebs, 1893 (*P. mediocanellata* var. angusta)

Клетки яйцевидной или узкояйцевидной формы, уплощенные, брюшная сторона вогнута в виде бороздки, спинная выпуклая. Длина тела 14—23 мкм, ширина 7—14 мкм. Жгутик 16—20 мкм длины выходит из апикального углубления. 1 сократительная вакуоль в передней части тела. Передвигается чаще ползком.

Встречается в стоячих водоемах, обычен в обрастаниях.

3. P. steini Klebs, 1893 (Табл. XII, рис. 14 а,б)

Клетки яйцевидной формы, уплощенные, спереди сужены, сзади широко закруглены, 27—42 мкм длины, 12—22 мкм ширины, 10—16 мкм толщины. Брюшная сторона плоская или слегка вогнута, на спинной стороне имеется сильно развитый киль. Пелликула нежно продольно заштрихована. 1 сократительная вакуоль рядом с глоткой. Ядро медиально с левой или правой стороны. Жгутик примерно в 1,5 раза длиннее тела. Передвигается чаще всего ползком, жгутик направлен прямо вперед, вибрирует только апикальный конец.

Встречается в стоячих водах.

Род Scytomonas Stein, 1878

Dobell, 1908 (Copromonas); Schewiakff 18 (Tylacomonas)

Монотипический род

1. S. pusilla Stein, 1878 (Табл. XII, рис. 15 а,б)

Клетки удлиненно-яйцевидные или грушевидные, не метаболирующие. Передний конец сужен, задний широко закруглен. Длина тела 7—15,9 мкм, ширина 3,5—8 мкм. Пелликула гладкая. В апикальном конце на брюшной стороне открывается цитостом ведущий в короткую глотку. Жгутик 1 выходит из глоточной выемки, равен или немного превышает длину тела. 1—2 сократительные вакуоли. Ядро расположено медиально. Передвигается обычно ползком, медленно и прямолинейно.

Встречается в мезотрофных водоемах заросших растительностью. Обычен в обрастаниях.

4.11. Отряд *Chrysomonadida*.

Большинство представителей хризомонад (золотистые) это типичные водоросли. Однако, наряду с этим, среди них имеется значительное число гетеротрофных форм, не имеющих каких-либо зачатков хлоропластов. В данном разделе представлены основные виды, играющие заметную роль среди гетеротрофного планктона, перифитона и бентоса.

Отряд *Chrysomonadida* Engler, 1898

Одиночные или колониальные жгутиконосцы, в домиках или без них, планктонные или прикрепленные. Жгутиков обычно 2 (редко 1), гетеродинамичные или гомодинамичные. Ядро пузырьковидного типа, кинетопласт отсутствует, митохондрии с трубчатыми кристами. Размножение продольным делением. Цисты, если имеются, эндогенные, обычно с кремниевой стенкой, с порой и закрывающей ее пробочкой. Некоторые виды имеют стигму.

Гетеротрофные хризомонадиды объединены в три основных семейства, отличающиеся внешне прежде всего жгутиками: сем. *Pedinellidae* (с 1 жгутиком); сем. Ochromonadidae (с 2 гетеродинамичными жгутиками резко неравной длины); сем. *Isochrysididae* (с 2 гомодинамичными жгутиками).

СЕМЕЙСТВО *PEDINELLIDAE*

Одиночные, без домиков, жгутиконосцы с одним апикальным жгутиком и тонкими псевдоподиальными или тентакулоподобными выростами. Прикреплены к субстрату с помощью тонкой псевдоподиальной нити.

К Пединеллидам относят 3 рода бесцветных жгутиконосцев, хотя их систематическое положение среди хризофитовых водорослей остается неясным.

1. Род Pteridomonas Penard, 1890

1. P. pulex Penard, 1890 (Табл. XII, рис. 16)

Клетка почти шаровидной формы, слегка уплощенная в апикальной части, в плане имеет гексагональный контур с закругленными углами. Длина 6—12 мкм. Единственный длинный апикальный жгутик окружен венчиком псевдоподиальных нитей. Ядро в передней части тела, 1—3 сократительных вакуолей. Клетка прикрепляется к субстрату с помощью тонкой псевдоподиальной нити, но может отрываться и свободно плавать.

Встречается в стоячих загрязненных водах. Единственный известный вид.

2. Род Actinomonas Kent, 1880

1. A. mirabilis Kent, 1880 (Табл. XII, рис. 17)

Напоминает *Pteridomonas*, но в отличии от последнего псевдоподиальные выросты не образуют венчика вокруг жгутика, а радиально отходят от всей поверхности тела.

Клетки шаровидные или овальные, 10—11 мкм, жгутик в 2—3 раза длиннее тела. 1—2 сократительные вакуоли в базальной части. Прикреплятся к субстрату с помощью тонкой и длинной псевдоподиальной нити.

Встречается в стоячих водах на нитчатых водорослях. Единственный известный вид.

3. Род Stylomonas Korchikoff, 1926

1. S. insidians Korch., 1926 (Табл. XII, рис. 18)

Клетка шаровидной или яйцевидной формы, с более узкой базальной частью. 6—10 мкм длины. В апикальной части клетки имеется 3—*5* псевдоподиальных выростов. Иногда заметен короткий жгутик. 1 сократительная вакуоль в базальной части тела. Клетка прикрепляется к субстрату с помощью тонкого псевдоподиального выроста.

Встречается на планктонных водорослях. Единственный известный вид.

СЕМЕЙСТВО *OCHROMONADIDAE*

Одиночные или колониальные жгутиконосцы, с двумя апикальными гетеродинамичными жгутиками резко неравной длины. Один из жгутиков сильно редуцирован и иногда может отсутствовать. Клетки в домиках или без них. Четко заметна дорзовентральность, спинная сторона тела более развита.

Определительная таблица родов

1. Клетки голые, домики отсутствуют 2
   — Домики имеются 5
2. Одиночные, прикрепленные или свободноплавающие жгутиконосцы . . . . *Spumella (Monas)* (стр. 115)
   — Колониальные формы 3
3. Клетки собраны в розетки на концах студневидных разветвленных стебельков . . . . *Anthophysa* (стр. 119)
   — Клетки сидят на отдельных стебельках 4
4. Колония кустовидного типа . . . . *Cladonema* (стр. 119)
   — Колония зонтичного типа, с дихотомически разветвленными стебельками . . . . *Dendromonas* (стр. 120)
5. Клетки собраны в колонии, домики фиксированы на конце общего стебелька, прикрепляющего колонию к субстрату . . . . *Codonobotrys* (стр. 121)
   — Клетки одиночные в прозрачных домиках, прикрепленных к субстрату 6
6. Клетка не прикреплена к внутренней стенке домика с помощью выроста в базальной части, домик конический . . . . *Histiona* (стр. 121)
   — Клетка прикреплена к внутренней стенке домика с помощью выроста на заднем конце тела 7
7. На апикальном конце клетки имеется глубокая воронкообразная выемка, домик конической формы с коротким стебельком . . . . . . *Stenocodon* (стр. 122)
   — Воронкообразная выемка отсуствует, домики разнообразной формы на стебельках разной длины . . . . *Stokesiella* (стр. 122)

1. Род Spumella Cienkovski, 1870

Stein, 1878 (Monas); Pascher, 1912 (Heterochromonas)

Одиночные свободноплавающие или прикрепленные к субстрату с помощью псевдоподиального выроста жгутиконосцы. Два гетеродинамичных

жгутика резко неравной длины. Ядро пузырьковидного типа. 1—2 (3) сократительные вакуоли. У некоторых в апикальной части клетки имеется красноватая стигма. У ряда видов отмечены эндогенные цисты.

К данному роду очень близок род Oicomonas Kent. Очень напоминает мелкие формы спумелл. Основное отличие — отсутствие второго жгутика, который очевидно полностью редуцировался.

Определительная таблица видов

1. Поверхность клетки голая 2
   — Поверхность клетки покрыта слизистым слоем. . . . . 1. S. coronifera (стр. 116)
2. Стигма имеется 3
   — Стигма отсуствует 4
3. Сократительные вакуоли в апикальной части клетки. Клетки крупные, широкоовальной формы, 20—40 мкм длины. Основной жгутик примерно равен длине тела. . . . . 2. S. major (стр. 117)
   — Сократительные вакуоли расположены медиально, с вентральной стороны тела 4
4. 1 сократительная вакуоль, клетка овальной формы, или элипсовидно-цилиндрической, 7—11 мкм длины. Основной жгутик в 2—3 раза длиннее тела . . . . 3. S. neglecta (стр. 117)
   — 2 сократительные вакуоли 5
5. Клетка 9—16 мкм длины, яйцевидной формы, способна образовывать короткие пальцевидные псевдоподии. Основной жгутик примерно равен длине тела . . . . 4. S. chlorophaga (стр. 117)
   — Клетка 16—25 мкм длины, круглой или округло-яйцевидной формы. Основной жгутик в 1,5 раза длиннее тела . . . . 5. S. vivipara (стр. 117)
6. Сократительные вакуоли в передней половине тела 7
   — Сократительные вакуоли расположены медиально 8
7. Клетка цилиндрической или булавовидно-цилиндрической формы, 10—15 мкм длины. Основной жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела . 6. S. cylindrica (стр. 118)
   — Клетка круглой, овальной или яйцевидной формы, 14—16 мкм длины. Основной жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела . . . . 7. S. vulgaris (стр. 118)
8. 1 сократительная вакуоль, клетка цилиндической или булавовидной формы с заостренным задним концом, 17—22 мкм длины. Основной жгутик примерно равен длине тела . . . . 8. S. affinis (стр. 118)
   — 2 сократительные вакуоли 9
9. Клетка удлиненно-овальной или элипсовидно-цилиндрической формы, 6—16 мкм длины. Основной жгутик примерно в 1,5 раза длиннее тела . . . . 9. S. mediovacuolata (стр. 118)
   — Клетки круглой или овальной формы, 5—13 мкм длины. Основной жгутик в 2—3 раза длиннее тела. Обычно поселяется только в водорослях (Dinobryon) . . . . 10. S. dinobryonis (стр. 119)

1. **S. coronifera** Skuja, 1948

S k u j a, 1948 (Monas coronifera)

Клетка овальной формы, слабо метаболирующая, со скошенным передним концом. Снаружи клетка покрыта студневидным слоем, имеющим радиальную структурированность. Длина клетки (без студневидного слоя) 13—23 мкм,

ширина 11—19 мкм. Основной жгутик в 2 раза длиннее тела, дополнительный значительно короче. 2 сократительные вакуоли.

Встречается в озерном планктоне.

2. **S. major** Scuja, 1956 (Табл. XII, рис. 20)

S k u j a, 1956 (Monas major)

Клетки свободноплавающие, довольно сильно метаболирующие, шаровидной формы или близкой формы, длина 20—35—40 мкм, ширина 18—25 мкм. В базальной части иногда образуются короткие псевдоподии. Основной жгутик немного длиннее тела, дополнительный равен 1/2 длины тела. 2 сократительные вакуоли в передней части клетки. Стигма имеется.

Встречается в озерном планктоне.

3. **S. neglecta** Skuja, 1956 (Табл. XII, рис. 21 а, б)

S k u j a, 1956 (Monas neglesta)

Клетки свободноплавающие или прикрепленные с помощью короткого выроста к субстрату. Форма тела овальная или элипсовидно-цилиндрическая, апикальный конец скошен, с заметной жгутиковой ямкой. Метаболирует. Длина 7—11 мкм, ширина 4—8 мкм. Главный жгутик в 2—3 раза длиннее тела, дополнительный жгутик 1/2—2/3 длины клетки. 1 сократительная вакуоль расположена медиально с вентральной стороны. Стигма имеется.

Встречается в мезотрофных водоемах.

4. **S. chlorophaga** Skuja, 1956 (Табл. XII, рис. 22 а,б)

S k u j a, 1956 (Heterochromonas chlorophaga)

Клетки свободноплавающие или прикрепленные, метаболирующие, способны образовывать псевдоподии. Передний конец скошен, со жгутиковой выемкой. Форма тела яйцевидная, 9—16 мкм длины, 5—12 мкм ширины. Основной жгутик примерно равен длине тела, дополнительный 1/5—1/7 длины тела. 2 сократительные вакуоли расположены медиально с вентральной стороны. Стигма имеется.

Встречается в богатых кислородом водоемах.

5. **S. vivipara** (Ehrenb.) Pascher, 1912 (Табл. XII, рис. 23)

P a s c h e r, 1912 (Monas vivipara); S k u j a, 1956 (Heterochromonas vivipara)

Клетки в свободноплавающем состоянии шаровидной или округло-яйцевидной формы, с заметной жгутиковой ямкой. Длина тела 16—25 мкм, ширина 14—20 мкм. Основной жгутик в 1,5 раза длиннее тела, дополнительный примерно 1/2 длины тела. 2 сократительные вакуоли лежат медиально, с вентральной стороны. Стигма красного цвета в основании жгутиков.

Встречается в мезотрофных водоемах.

6. **S. cylindrica** Skuja, 1956 (Табл. XII, Рис. 24)

S k u j a, 1956 (Monas cylindrica)

Клетки свободноплавающие, достаточно метаболирующие, цилиндрической или булавовидной формы, иногда слегка изогнуты. Передний конец слегка скошен, со жгутиковой ямкой. Длина тела 10—15 мкм, ширина 6—8 мкм. Основной жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела, дополнительный 1/10—1/15 длины тела. 1—2 сократительные вакуоли в передней половине тела.

Встречается в мезотрофных водоемах.

Форма тела напоминает *S. affinis*, но последний крупнее, с более коротким основным жгутиком и более длинным дополнительным.

7. **S. vulgaris** Cienkowski, 1870 (Табл. XII, рис. 25)

S e n n, 1900 (Monas vulgaris); P a s c h e r, 1912 (Heterochomonas)

Клетки свободноплавающие или прикрепленные, шаровидной, овальной или яйцевидной формы. Передний конец скошен, со жгутиковой ямкой. Длина тела 14—16 мкм. Основной жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела, дополнительный значительно короче. Сократительная вакуоль в передней части тела, рядом с ядром. Стигма отсутствует. Известны цисты, 12 мкм диаметром, с порой.

Встречается в загрязненных водах.

8. **S. affinis** Skuja, 1948 (Табл. XII, рис. 26)

S k u j a, 1948 (Monas affinis)

Клетки свободноплавающие, достаточно метаболирующие, цилиндрической или булавовидной формы, задний конец может быть оттянут и заострен. Передний конец скошен, со жгутиковой ямкой. Длина тела 17—22 мкм, ширина 5—8 мкм. Основной жгутик немного длиннее тела, дополнительный значительно короче. 1 сократительная вакуоль в средней части тела.

Встречается в озерном планктоне.

9. **S. mediovakuolata** Skuja, 1956 (Табл. XII, рис. 27 а,б)

S k u j a, 1956 (Monas mediovacuolata)

Клетки свободноплавающие или прикрепленные с помощью псевдоподиального стебелька, примерно равному длине тела, к субстрату. Тело метаболирующее, элипсовидно-цилиндрической или удлиненно-овальной формы в плавающем состоянии, в прикрепленном — более округлое. Передний конец скошен, со жгутиковой ямкой. Длина тела 6—16 мкм, ширина 5—12 мкм. Основной жгутик 20 мкм длины, дополнительный 4—6 мкм. Стигма отсутствует. 1—2 (редко 3—5) сократительные вакуоли расположены медиально.

Встречается в мезотрофных водоемах вместе с протококковыми и синезеленым водорослями.

10. **S. dinobryonis** Skuja, 1948 (Табл. XII, рис. 28)

S k u j a, 1948 (Monas dinobryonis)

Клетки обычно прикрепляются к домикам *Dinobryon* с помощью псевдоподиального стебелька, иногда свободно плавают. Тело метаболирующее, овальной или почти шаровидной формы. Передний конец скошен, со жгутиковой ямкой. Длина тела 5—13 мкм, ширина 5—11 мкм, базальный вырост примерно равен длине тела. Основной жгутик примерно в 2—3 раза длиннее тела, добавочный 1/2 длины клетки. 1—2 сократительные вакуоли расположены медиально, с вентральной стороны.

Встречается в озерном планктоне.

1. Род **Anthophysa** Bory, 1824

Колониальный прикрепленный жгутиконосец, колонии разветвленной древовидной формы, стебельки из студневидного вещества коричневого или желтоватого цвета, довольно толстые. На концах стебельков фиксированы клетки в розетковидные или шаровидные группы. Клетки с двумя гетеродинамичными жгутиками, резко неравной длины. Ядро пузырьковидное, 1 сократительная вакуоль в передней части тела.

1. **A. vegetans** (O.F.M.) Stein, 1878 (Табл. XIII, рис. 7 а,б)

Клетки обратнояйцевидной формы, с заостренным задним и скошенным передним концом. Длина тела 8—10 мкм, ширина 4—5 мкм. Основной жгутик примерно в 1,5—2 раза длиннее тела, дополнительный равен 1/2—1/3 длины тела.

Клетки собраны в группы по 12—20 экземпляров. Колонии развиваются на разных субстратах и обычны в слабопроточных водоемах с достаточным содержанием органических веществ. Отмечаются в очистных сооружениях. Обычны в обрастаниях, но оторвавшиеся фрагменты колоний часто встречаются и в планктоне. Оторвавшиеся розетки клеток иногда ошибочно определяют как *Oicomonas socialis* Moroff или *Monas socialis* Meyer.

3. Род **Cladonema** (Kent) Pascher, 1942

Колониальные прикрепленные жгутиконосцы. Колонии кустовидные. Клетки поодиночке фиксируются на концах стебельков. Стебельки разной длины, тонкие. Ядро пузырьковидного типа. 1—2 сократительные вакуоли в задней части тела.

Известно два вида.

1. **C. laxum** Kent, 1880 (Табл. XIII, рис. 8)

Клетки обратнояйцевидной формы, передний конец скошен, с небольшой выемкой из которой выходят жгутики. Длина тела примерно 8 мкм. Основной

жгутик примерно в 2 раза длиннее тела, дополнительный равен 1/2 длины тела. 1 сократительная вакуоль в базальной части клетки.

Колонии небольшие, 20—30 мкм высоты, гроздевидной или кустовидной формы. Чаще встречается в стоячих водоемах на водной растительности и других субстратах.

2. C. **pauperum** Pascher, 1942 (Табл.XIII, рис. 9 а, б)

Клетки почти треугольной формы, с заостренным задним концом и с выемкой на переднем, 10 мкм длины. Основной жгутик примерно в 1,5 раза длиннее клетки, дополнительный равен 1/2 длины тела. Сократительная вакуоль в базальной части клетки. Жгутиконосцы сидят на концах тонких стебельков, стебельки дихотомически разветвлены, различной длины. Размер колонии крупнее, чем у предыдущего вида. Известны цисты с пробочкой.

Встречается в стоячих водах, на нитчатых водорослях и высшей водной растительности.

4. Род Dendromonas Stein, 1878

Колниальные прикрепленные жгутиконосцы. Колонии зонтиковидного типа. Стебельки регулярно дихотомически ветвятся, клетки фиксированы на концах стебельков примерно на одном уровне (в отличии от Cladonema).

У некоторых видов имеется стигма. Ядро пузырьковидного типа. 1—2 сократительные вакуоли в переднем конце. Известны цисты с пробочкой.

1. D. **virgaria** (Weisse) Stein, 1878 (Табл. XIII, рис. 10)

Клетки почти треугольной формы, с заостренным задним концом, со скошенным передним концом, примерно 8—10 мкм длины. Основной жгутик примерно равен длине тела, дополнительный значительно короче. 1 сократительная вакуоль в передней части тела. Колонии зонтиковидные, до 200—300 мкм высоты, стебельки в колонии расположены довольно плотно.

Встречается в стоячих водоемах.

2. D. **cryptostylis** Skuja, 1948 (Табл. XIII, рис. 11)

Клетки обратнояйцевидные, передний конец скошен, со жгутиковой выемкой. Длина клетки 8—12 мкм, ширина 5—8 мкм. Основной жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела, дополнительный 1/3—1/5 длины тела. 1—2 сократительные вакуоли в переднем конце.

Колонии зонтиковидные, стебельки тонкие, прозрачные.

Встречается в стоячих водоемах на водных растениях.

Известен еще один вид — *D. distans* (Pascher) Hollande (*Monadodendron* Pascher), напоминает *D. cryptostylis*, но его колонии обычно более рыхлые.

5. Род Codonobotrys Pascher, 1942

Колониальные прикрепленные жгутиконосцы. Клетки в прозрачных бокаловидных домиках с короткими стебельками фиксируются на вершине одного общего стебелька. Клетки типа спумелл, с 2 гетеродинамичными жгутиками. Ядро пузырьковидного типа. Сократительные вакуоли в базальной части клетки.

1. C. **physalis** Pascher, 1942 (Табл. XIII, рис. 12 а, б)

Клетки овальной формы, со скошенным передним концом, 6—8 мкм длины. Жгутиконосцы находятся в прозрачных бокаловидных домиках, прикрепившись ко дну с помощью псевдоподиального выроста. Основной жгутик примерно равен длине тела, дополнительный значительно короче. Сократительная вакуоль в базальной части клетки.

Домики короткими стебельками фиксируются на общем стебельке. В колонии собрано до 8 клеток.

6. Род Histiona Voigt, 1902

Клетки в бокаловидных прозрачных домиках, фиксированных с помощью короткого стебелька на субстрате. Сама клетка в домике расположена свободно (без псевдоподиального выроста или стебелька). В апикальной части клетки постоянно образуется губообразный вырост. Жгутики гетеродинамичные, более короткий обычно маскируется «губой» и виден плохо. Жгутики отходят от основания губы. 1 сократительная вакуоль в передней части. Пузырьковидное ядро в базальной части клетки. Цисты с прозрачной оболочкой образуются внутри домика.

1. H. **aroides** Pascher, 1942 (Табл. XIII, рис. 13 а,б)

Клетки грушевидной формы с длинным протоплазматическим выростом («губа») в апикальном конце. Длина тела 7,6—15 мкм, ширина 3,3—6,3 мкм. Основной жгутик 12—20 мкм длины, дополнительный 7—10 мкм длины. Дополнительный жгутик связан верхней частью с «губой», обычно вибрирует и плохо заметен (он не указан и в первоописании Пашера, 1943). Сократительная вакуоль у основания жгутиков.

Домики прозрачные, гладкие, бокаловидной формы, обычно прикреплены к субстрату с помощью короткого стебелька. Верхний край домика слегка загнут внутрь. Клетка заполняет почти весь домик, наружу выступает «губа» и жгутик. «Губа» служит воспринимающим пищу участком тела.

Встречается в стоячих водоемах на различных субстратах.

7. Род Stenocodon Pascher, 1942

Клетки в бокаловидных прозрачных домиках фиксированных на субстрате с помощью короткого стебелька. Клетка прикрепляется к стенке домика коротким псевдоподиальным выростом. Жгутики гетеродинамичные. В передней части тела имеется большая воронка с тонкими стенками. 2 сократительные вакуоли.

Монотипический род.

1. **S. epiplankton** Pascher, 1942 (Табл. XIII, рис. 14)

Клетки почти треугольной формы, с широкой воронкой на апикальном конце, длина тела 8—10 мкм. Жгутики неравной длины. 1—2 сократительные вакуоли в передней части тела, у основания жгутиков. Клетки сидят в прозрачных бокаловидных домиках со скошенным отверстием. Из устья домика выступает воронка и жгутики. Домик примерно 14 мкм длины.

Встречается на планктонных водорослях.

8. Род Stokesiella Lemmermann, 1910

Клетки в прозрачных домиках различной формы (элипсовидной, цилиндрической, колокольчиковидной и т. п.), фиксированных на субстрате с помощью более или менее длинного стебелька. Клетки не имеют воронковидного образования в апикальной части клетки. Клетки обычно со скошенным передним концом, с двумя гетеродинамичными жгутиками. 1—2 сократительные вакуоли. Ядро пузырькообразного типа. Известны кремниевые цисты с пробочкой.

1. **S. leptostoma** (Stokes) Lemmermann, 1910 (Табл.XIII, рис. 15)
S t o k e s, 1888 (Bicosoeca leptostoma).

Домик удлиненно-яйцевидной формы, с коротким стебельком, 17 мкм длины и 6 мкм ширины. Яйцевидная клетка не заполняет весь объем домика. Основной жгутик примерно в 3 раза длиннее тела клетки, дополнительный значительно короче. 2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водоемах на водных растениях.

2. **S. longipes** (Stokes) Lemmermann, 1910
S t o k e s, 1888 (Bicosoeca longipes)

Домик овальной формы, со слегка суженным устьем, примерно 11 мкм длины, с длинным, в 4—5 раз длиннее домика, стебельком. Клетка почти шарообразная, со скошенным передним концом, занимает верхнюю часть домика. Основной жгутик в 3—4 раза длиннее тела, дополнительный значительно короче. 2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водоемах.

СЕМЕЙСТВО *ISOCHRYSIDIDAE*

Одиночные или колониальные, прикрепленные к субстрату, жгутиконосцы, в домиках или без них, с двумя гомодинамичными жгутиками одинаковой длины.

Определительная таблица родов

1. Клетки без домика 2
— Клетки в домиках 3
2. Клетки одиночные, прикрепленные к субстрату с помощью тонкого выроста или свободноплавающие . . . . *Amphimonas* (стр. 123)
— Клетки собраны в колонии с дихотомически ветвящимися стебельками, на концах которых фиксируются клетки . . . . . . *Psendodendromonas* (стр. 123)
3. Одиночные формы в бокаловидных домиках . . . . . . *Diphomitella* (стр. 124)
— Колониальные формы 4
4. Колонии студневидные, колбасовидной или пузырьковидной формы, с погруженными в слизь клетками . . . . . . *Spongomonas* (стр. 124)
— Домики колонии трубчатые 5
5. Колонии кустовидной формы, в апикальном конце трубчатых ветвей расположены клетки . . . . *Cladomonas* (стр. 124)
— Колонии веерообразной формы, трубчатые домики спаяны между собой небольшими группами . . . . *Rhipidodendron* (стр. 125)

Род Amphimonas Dujardin, 1841

K e n t, 1880 (Deltomonas)

1. **A. globosa** Kent, 1880 (Табл. XIII, рис. 1)

Клетка круглая или овальная, примерно 12 мкм длины. Жгутики примерно одинаковой длины, в 2—3 раза длиннее тела. Клетки прикрепляются к субстрату тонким стебельком равным по длине жгутикам. Ядро в апикальной части клетки, 2 сократительные вакуоли в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водах.

Известны еще два вида с недостаточно точными характеристиками: *A. fusiformis Mer* и *A: cyclopum Kent.*

2. Род Pseudodendromonas Bourrelly, 1953

1. **P. vlki** (Vlk) Bourrelly, 1953 (Табл. XIII, рис. 2)
Vlk, 1938 (Dendromonas virgaria)

Клетки грушевидной или конусообразной формы, с более узкой базальной частью. 6—10 мкм длины, 4—6 мкм ширины. Жгутики примерно одинаковой

длины. Ядро и сократительная вауоль в апикальной части тела. Дихотомически ветвящиеся стебельки образуют колонию в форме зонтика, клетки фиксированы на концах отдельных стебельков и расположены примерно на одном уровне. Размер колонии может достигать 200 мкм высоты и 100 мкм ширины.

Встречается в стоячих водах на различных субстратах.

Известен лишь один вид.

3. Род **Diplomitella** (Kent) Silva, 1960

Kent, 1880 (Diplomita)

1. **D. socialis** (Kent) Silva, 1960 (Табл. XIII, рис. 3)

Клетки овальной формы, 6—8 мкм длины, тонким выростом в базальной части тела прикреплены внутри бокаловидного прозрачного домика, 15 мкм длины. Домик фиксируется на субстрате с помощью короткого стебелька. 2 жгутика примерно равной длины в 2—3 раза длиннее клетки. Ядро в апикальной части, сократительная вакуоль в базальной части клетки.

Встречается в стоячих водах на различных субстратах.

Единственный вид.

4. **Spongomonas** Stein, 1878

1. **S. uvella** Stein, 1878 (Табл. XIII, рис. 4 а, б)

Клетки овальной формы 8—12 мкм длины, 2 примерно равных жгутика длиннее тела в 2—3 раза. Ядро и 1—2 сократительные вакуоли в апикальной части. Клетки полностью погружены в студнеобразную массу колонии. Колонии подушковидной или пузырьковидной формы, рассечены на лопасти (доли), внутри каждой лопасти расположена клетка.

Встречается в стоячих водах.

Известно еще два вида спонгомонасов, встречаемых крайне редко: *S. intestinum* (Cienk) Kent и *S. sacculus* Kent.

5. **Cladomonas** Stein, 1878

1. **C. fruticulosa** Stein, 1878 (Табл. XIII, рис. 5)

Клетки овальной или яйцевидной формы, примерно 8,5 мкм длины. 2 жгутика в два раза длиннее тела. Сократительная вакуоль медиальна. Колония кустовидной формы с неравномерным дихотомическим делением, прикрепленная к субстрату общим основанием. Высота колонии может достигать 85 мкм. Отдельные клетки расположены в апикальных концах трубчатых веточек колонии.

Встречается в стоячих водах на различных растениях.

Известен 1 вид.

6. **Rhipidodendron** Stein, 1878

1. **R. splendidum** Stein, 1878 (Табл. XIII, рис. 6)

Клетки овальной формы, 12 мкм длины. Жгутики в 2—3 раза длиннее клетки. 1 сократительная вакуоль в передней половине клетки. Колонии дихотомически ветвящиеся, веерообразной формы, трубчатые бецветные домики спаяны между собой из 5—8 штук.

Встречается в стоячих водах.

Близкий вид Р. huxlei Kent имеет в колонии трубчатые домики, скомпанованные по 4 штуки в единую ветвь.

4.12. Виды и роды спорного или неопределенного систематического положения.

1. Род **Colponema** Stein, 1878

Ранее (Lemmermann, 1910; Skuja, 1956) род помещался в семейство *Bodonaceae* входящее в настоящее время в отряд *Kinetoplastida*. Электронно-микроскопическое изучение *Colponema* (Mignot, 1975) выявило черты сходства с криптомонадовыми водорослями.

1. **C. loxodes** Stein, 1878 (Табл. XII, рис. 17 а-е)

Клетки яйцевидной или бобовидной формы, слегка уплощенные, с довольно глубокой бороздкой на брюшной стороне. Длина тела 17—25 мкм, ширина 8—15 мкм. В апикальной части заметен вход в цитостом. Два гетеродинамичных жгутика отходят от апикальной части клетки, плавательный примерно равен длине тела, рулевой в 1,5 раза длиннее, и частично лежит в брюшной бороздке. Ядро пузырьковидного типа. 1 большая сократительная вакуоль в переднем конце. Цитоплазма со светопреломляющими гранулами. Плавает вращаясь. Облигатный хищник, питается мелкими жгутиконосцами, заглатывая их целиком. Форма тела у голодных и сытых особей может значительно отличаться.

Встречается в основном в стоячих заросших водоемах.

2. Род **Chilomastix** Alexeieff, 1910

В последней классификации простейших (Levine ef al, 1980), предложенной Комитетом по таксономии, род *Chilomastix* помещен в отряд *Retortomonadida* Grasse, 1952, другими авторами (Skuja, 1956) включался в таксон *Poly-*

mastigina. На наш взгляд хиломастиксы ближе к отряду *Trichomonadida* Kirby, 1947.

Большинство видов паразиты.

1. **Ch. undulata** Skuja, 1956 (Табл. XIII, рис. 18)

Свободноживущие жгутиконосцы, широкоовальной или яйцевидной формы, сильно метаболирующие, 10—16 мкм длины, 4—7 мкм ширины. Передний конец округло скошен, задний заострен и способен образовывать ризоподии. 4 жгутика выходят из субапикального углубления, 3 направлены вперед, в 1,5 раза длиннее тела, 1 направлен назад и связан с мембраной клетки в цитостомальном районе. В цитоплазме несколько больших пищеварительных вакуолей и мелкие сократительные вакуоли. Ядро пузырьковидного типа, медиально, ближе к спинной стороне.

Анаэробы, митохондрии отсутствуют. Встречаются в очистных сооружениях, в илах.

3. Род **Phyllomitus** Stein, 1878

Жгутиконосцы с двумя гетеродинамичными жгутиками, выходящими субапикально из жгутикового кармана. Цитостом расположен апикально. Ядро пузырьковидного типа. Митохондрии с пластинчатыми кристами. Кинетопласт отсустствует, но митохондрион сильно развит. Стрекательные органеллы расположены в переднем конце. Субпелликулярная система микротрубочек подстилает всю мембрану (цитоскелет). Имеет много общих морфологических черт с бодонидами, но значительно отличается жизненным циклом, включающим амебоидные стадии и копуляцию. Облигатные хищники.

1. **Ph. apiculatus** Skuja, 1948 (Табл.XIV, рис. 2 а,б)

Тело удлиненно-яйцевидной формы, с заостренным в виде рострума и скошенным передним концом. Длина 11—15 мкм, ширина 4—5,5 мкм. Клетка покрыта слоем гликокаликса. Жгутики выходят субапикально. Плавательный жгутик примерно равен длине тела, рулевой в 1,5—2 раза длиннее. Цитостом открывается в апикальной части клетки (Mylnikov, 1986). Ядро и сократительная вакуоль в передней части тела.

Жгутиконосцы быстро и активно плавают, при остановках жгутики характерно закручиваются вокруг тела. Активные жищники, поедают более мелких зоофлагеллат. В отличии от *Spiromonas* заглатывают пищу целиком.

Своеобразен, хотя и не изучен до конца жизненный цикл филломитусов. При внесении филломитусов в культуру жгутиконосцев (*P. jaculabs*) они начинают активно питаться и размножаться путем продольного даления надвое. При достижении определенной численности филломитусы образуют скопления в определенных точках субстрата. Их число в таких скоплениях колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен. Создается впечатление, что жгутиконосцы стремятся «пробиться» к центру скопления, образуя своего рода живой клубок. В это время одна часть жгутиконосцев начинает копулировать, другая — делиться, остальные теряют жгутики и трансформируются в амеб характерного вида, с тонкими псевдоподиями на одном конце тела. Часть амебоидов может сливаться, образуя своего рода плазмодии. На месте бывшего скопления сохраняются «остаточные» тела, образования неопределенной формы. В последующем в культуре, уже без жертвы, остаются лишь только амебы, медленно ползающие по субстрату и питающиеся бактериями. При долгом содержании такой старой культуры, без обновления культуральной среды, большинство амеб исчезает, но остается небольшое количество шаровидных цист. Если сделать пересев культуры на свежую культуру *P. jaculans* на стадии амебоидов, то происходит их быстрая трансформация в активных жгутиконосцев-хищников, и цикл развития в общих чертах повторяется.

В природе, в частности в бассейне р. Волги, можно обнаружить повсеместно, но эпизодически, хотя в местах с достаточным содержанием пищевых объектов их численность может скачкообразно увеличиваться и также резко падать при изменяющихся условиях.

Известны еще два вида филломитусов: *Ph. amylophagus* Klebs, 1893 : 321—322 и *Ph. undulans* Stein, 1878: Tab. II. Однако их систематическое положение требует уточнения, поскольку в первоописаниях у них отмечается наличие глубокой глоточной впадины, что не подтверждено электронно-микроскопическими исследованиями у *Ph. apiculatus*.

4. Род **Collodictyon** Carter, 1865

Ряд авторов (Doflein, 1929; Skuja, 1956) относит данный род к хлорофитовым водорослям, лишенным хлоропластов. Систематическое положение неопределенное.

1. **C. triciliatum** Carter, 1865 (Табл. XIV, рис. 1 а, б)

Клетки свободноплавающие, значительно метаболирующие, яйцевидно-элипсовидной формы, с боков уплощены. Длина тела 20—42 мкм, ширина 16—38 мкм. Передний конец широко закруглен, иногда в апикальной части имеет небольшой сосочковидный выступ от которого отходят 4 тонких жгутика, примерно равной длины, в 1—1,5 раза длиннее тела. Все жгутики направлены вперед. Задний конец тела сужен и разделен на 2 лопасти. Продольная бороздка делит тело почти на 2 части. Цитоплазма сильно вакуолизирована и содержит светопреломляющие гранулы. 2 или несколько сократительных вакуолей и ядро в передней части тела. Плавает вращаясь вокруг продольной оси.

Питается мелкими зелеными водорослями, способен захватывать и мелких инфузорий.

Встречается в мезотрофных водоемах, вместе с другими планктонными водорослями.

5. Род Multicilia Cienkowski, 1881

Многожгутиковые и многоядерные, амебоподобные жгутиконосцы. Систематическое положение неясно.

1. M. lacustris Lauterborn, 1901 (Табл. XIV, рис. 3)

Клетки шаровидной или близкой формы, 30—40 мкм в диаметре. Многочисленные жгутики (10—18) радиально отходят от поверхности тела. Жгутики тонкие, в 1,5—2 раза длиннее клетки, слабо активны и напоминают ризоподии. В цитоплазме обычно несколько пузырьковидных ядер и скоратительных вакуолей. Плавает медленно кувыркаясь.

Встречается в бентосных пробах.

6. Род Mastigamoeba (Schulze) Lemmermann, 1914

Амебоподобные жгутиконосцы с 1 жгутиком. Ядро пузырьковидного типа всегда в переднем конце клетки. Базальное зерно жгутика связано с ядром ризопластом. Псевдоподии чаще всего простые. Обычно одна сократительная вакуоль. Ползающие, реже плавающие формы. Большинство известных видов анаэробы. Обитают в придонных слоях, в илах и обрастаниях.

Систематическое положение рода неопределенно. Ранее мастигамебы включались в отряд *Rhizomastigida* Doflein, 1916. В последней системе простейших (Levine ef al, 1980) отряд отсутствует. К настоящему времени описано около 20 видов. Ниже приведены несколько наиболее обычных видов.

1. M. invertens Klebs, 1893 (Табл. XIV, рис. 4)

Клетки удлиненно-яйцевидной или почти цилиндрической формы, 8—12 мкм длины. Поверхность тела гладкая. Жгутик примерно в 2 раза длиннее тела. При плавании жгутик направлен вперед, при ползании — назад. Псевдоподии образуются только в задней части тела, немногочисленны. 1 сократительная вакуоль в задней части тела.

Встречается в стоячих водах. Мезосапроб.

2. M. limax Moroff, 1904 (Табл.XIV, рис. 5)

Клетки удлиненно-яйцевидные, 20—25 мкм длины, 4—6 ширины. Поверхность тела гладкая. Жгутики в 2—3 раза длиннее тела. В плавающем состоянии без псевдоподий. У ползающих форм псевдоподии короткие, широкие и тупые. 1 сократительная вакуоль в задней части тела.

Встречается в загрязненных и сточных водах.

3. M. chlorelligera Lackey, 1962 (Табл. XIV, рис. 6)

Клетки овальные, более или менее постоянной формы, 25—30 мкм длины, 12—20 мкм ширины. Заостренные псевдоподии покрывают все тело. Жгутик примерно в 1,5—2 раза длиннее тела. Ядро в переднем конце. Хорошо заметен ризопласт. Протоплазма прозрачная, с желто-зелеными гранулами. Сократительная вакуоль не обнаружена.

Встречается в аэротенках.

4. M. trichophora Lauterborn, 1901 (Табл. XIV, рис. 7)

Клетки удлиненно-овальные или удлиненно-яйцевидные, 100 мкм длины, 30—35 мкм ширины. Хорошо заметно деление цитоплазмы на экто- и эндоплазму. Поверхность клетки покрыта тонкими щетинкообразными выростами. Жгутик равен 2/3 длины тела. Сократительная вакуоль отсутствует.

Встречается в сооружениях биологической очистки.

5. M. volutans Lackey, 1932 (Табл. XIV, рис. 8)

Клетки удлиненные яйцевидной формы, уплощенные 25—30 мкм длины. Хорошо заметно разделение на экто- и эндоплазму. Эктоплазма прозрачная, эндоплазма гранулярная, сетчатая, с многочисленными включениями. Псевдоподии многочисленные, короткие и закругленные. Ядро в передней части. Ризопласт хорошо заметен. Сократительная вакуоль сзади.

Встречается в илах, в сооружениях биологической очистки.

6. M. torulosa Skuja, 1956 (Табл. XIV, рис. 9 а,б)

Клетки метаболирующие, амебоидные, удлиненно-веретеновидные, 20—35 мкм длины, 5—9 мкм ширины. Передний конец слегка вытянут и заострен, средняя часть тела бугристая, задний конец срезан или вздут. Эндоплазма, особенно во второй половине тела сильно вакуолизирована. Мелкие сократительные вакуоли разбросаны в задней части тела. Жгутик в 1,5—2 раза длиннее тела. Ядро в переднем конце тела.

Ризопласт хорошо заметен.

Встречается в мезотрофных водоемах.

7. M. ramulosa Kent, 1880 (Табл. XIV, рис. 10)

Клетки круглой или овальной формы, 60 мкм длины. Поверхность тела гладкая. Жгутик в 2—3 раза длиннее тела. Многочисленные, короткие и разветвленные псевдоподии покрывают все тело. Сократительная вакуоль в задней части тела.

Встречается в стоячих водах среди детрита.

5 Заказ 67

Род Mastigella Frenzel, 1897

Одножгутиковые, амебоподобные формы. Внешне очень напоминают мастигамеб. Основное отличие — ядро не соединено ризопластом с базальным комплексом жгутика.

Систематическое положение так же неопределенно, как у *Mastigamoeba*.

1. **M. polymastix** Frenzel, 1897 (Табл. XIV, рис. 11)

Клетки округлой или продолговатой формы, 35—80 мкм. Псевдоподии пальцевидные, иногда в виде пучка располагаются радиально. Жгутики в 1—4 раза длиннее тела. Ядро почти в центре.

Встречается в очистных сооружениях.

2. **M. commutans** (Meyer) Goldschmidt, 1907 (Табл. XIV, рис. 12)

Клетки яйцевидной формы, с закругленным задним концом, 20 мкм длины. Задний конец сильно метаболирует, но без образования псевдоподий. Жгутик примерно в 5 раз длиннее тела. 1 сократительная вакуоль в заднем конце. Ядро в переднем.

Встречается в стоячих водоемах, отмечен во вторичных отстойниках.

3. **M. polyvacuolata** (Moroff) Goldschmidt, 1907 (Табл. XIV, рис. 13)

В плавающем состоянии клетки вытянутые, спереди заостренные, 30—35 мкм длины, 6—8 мкм ширины. Псевдоподии пальцевидные, в задней части тела образуется пучок псевдоподий. Жгутик в 1,5 раза длиннее тела. Многочисленные сократительные вакуоли разбросаны в цитоплазме. Ядро спереди.

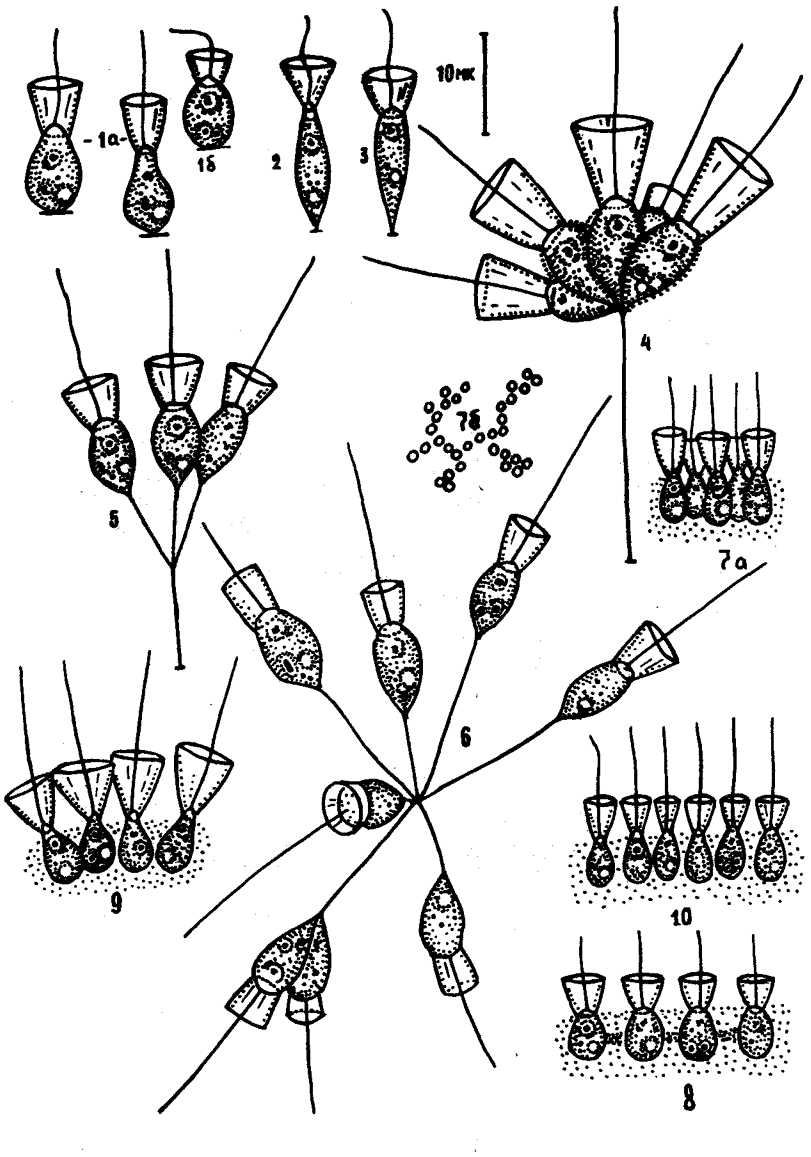
Встречается в сточных водах, отстойниках.

4. **M. radiosa** Lackey, 1932 (Табл, XIV, рис. 14)

Клетки сферической формы до 20 мкм в диаметре, с длинными (до 80 мкм) радиальными псевдоподиями. Жгутик иногда в 5 раз длиннее тела. 1 сократительная вакуоль. Ядро почти в центре клетки. Цитоплазма тонко гранулирована, с включениями кристаллических тел и масла.

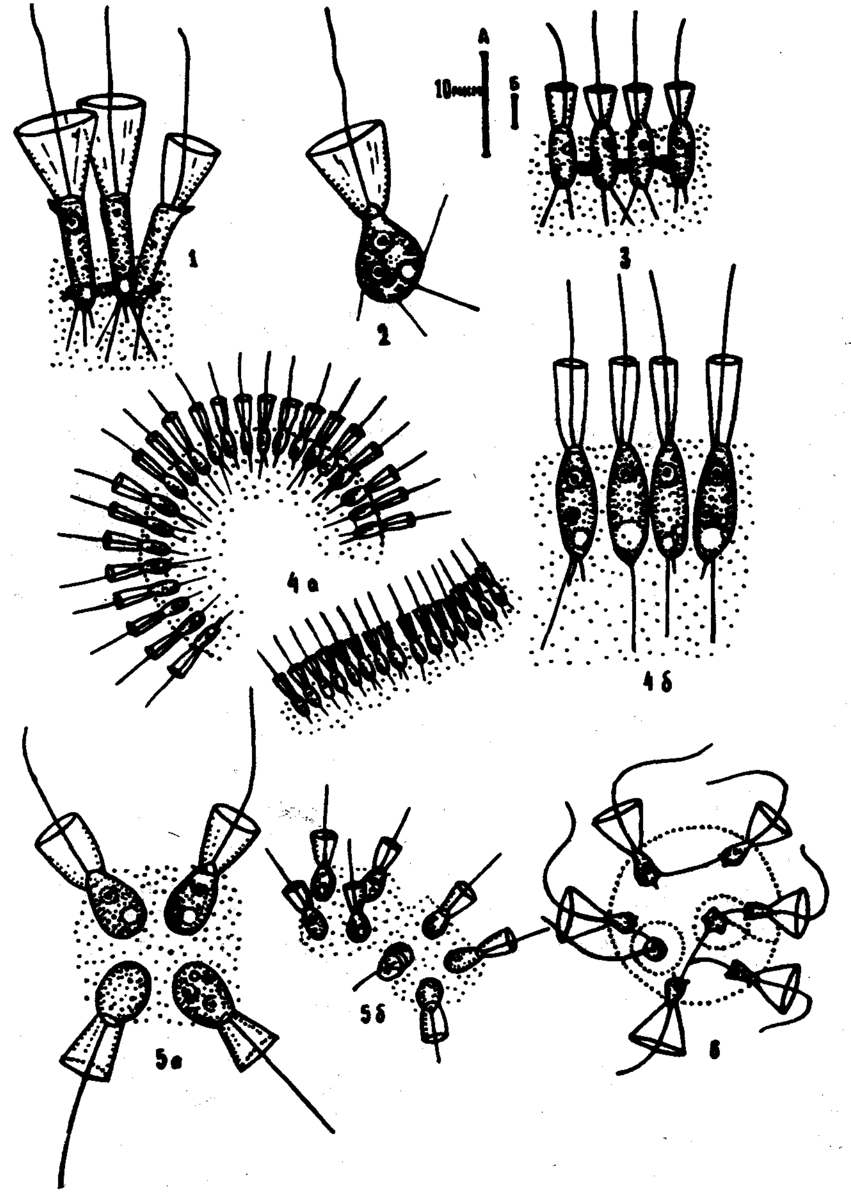
Встречается в отстойниках и аэротенках.

Таблица I



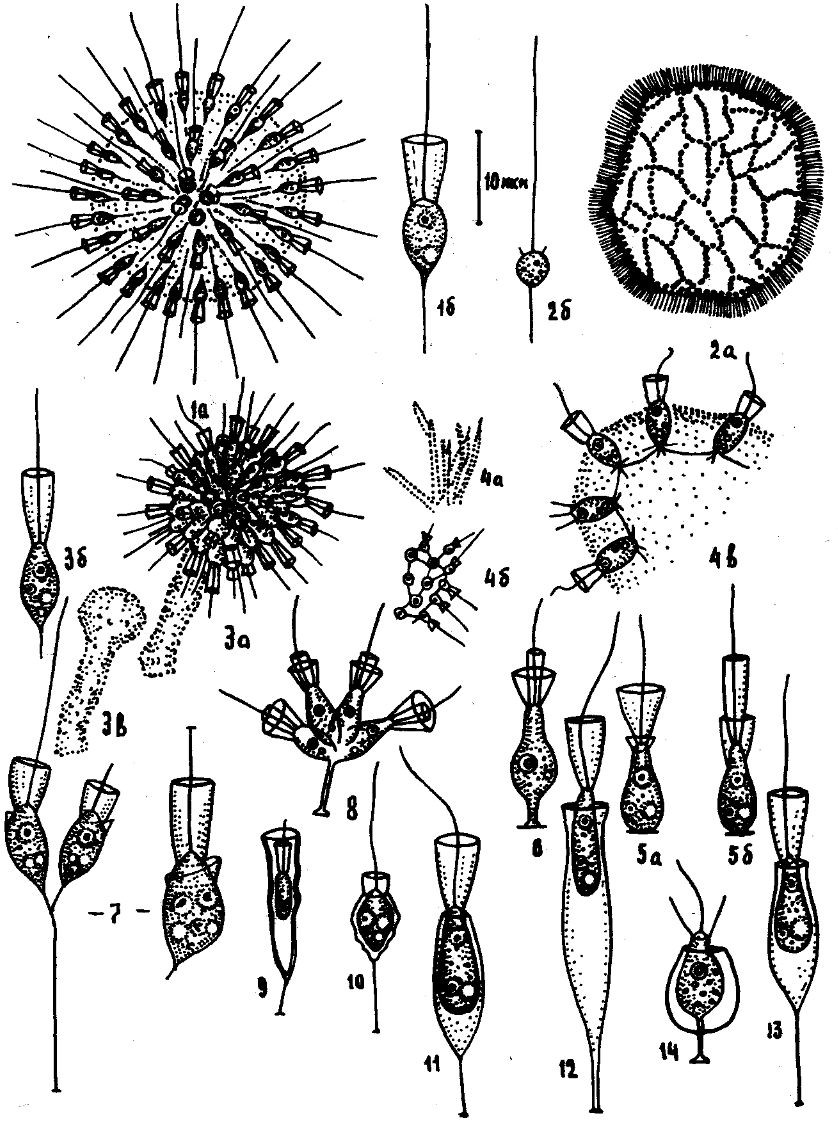
1 а,б — Monosiga ovata; *2* — M.fusiformis; *3* — M.angustata; *4* — Codonosiga botrytis; *5* — C.furcata; *6* — Astrosiga radiata; *7 а, б* — Desmarella irregularis; *7 б* — вид колонии сверху; *8* — D. sphaeroidea; *9* — D. pyriformis; *10* — D. moniliformis.

Таблица II



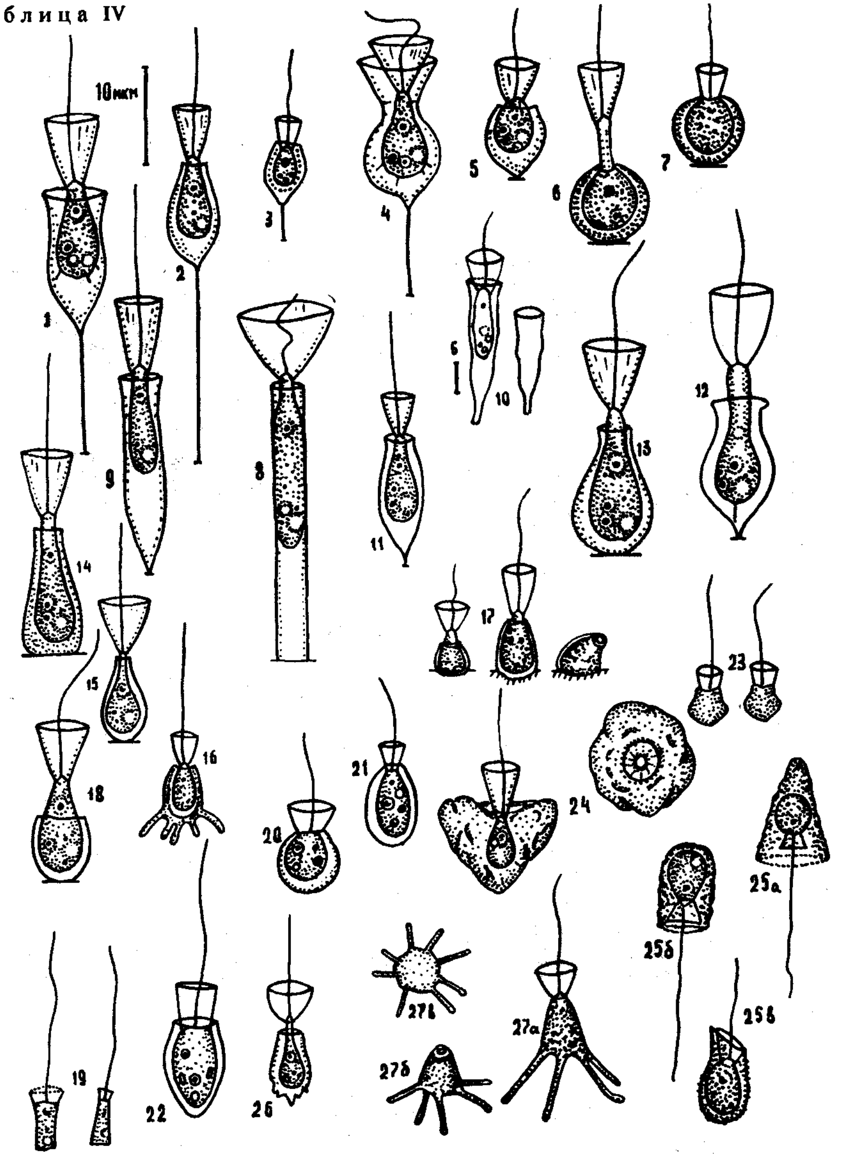
1 — Kentrosiga cilindrica; *2* — K. setifera; *3* — K.skujae; *4 а, б* — K.thienemanni; *5 а, б* — Protospongia haeckeli; *6* — Sphaeroeca laskey (по: Lackey, 1939). Размеры рисунков *1, 2, 3, 4 б, 5 а* соответствуют масштабу А, рисунков *4 а, 5 б, 6* — масштабу Б.

Таблица III



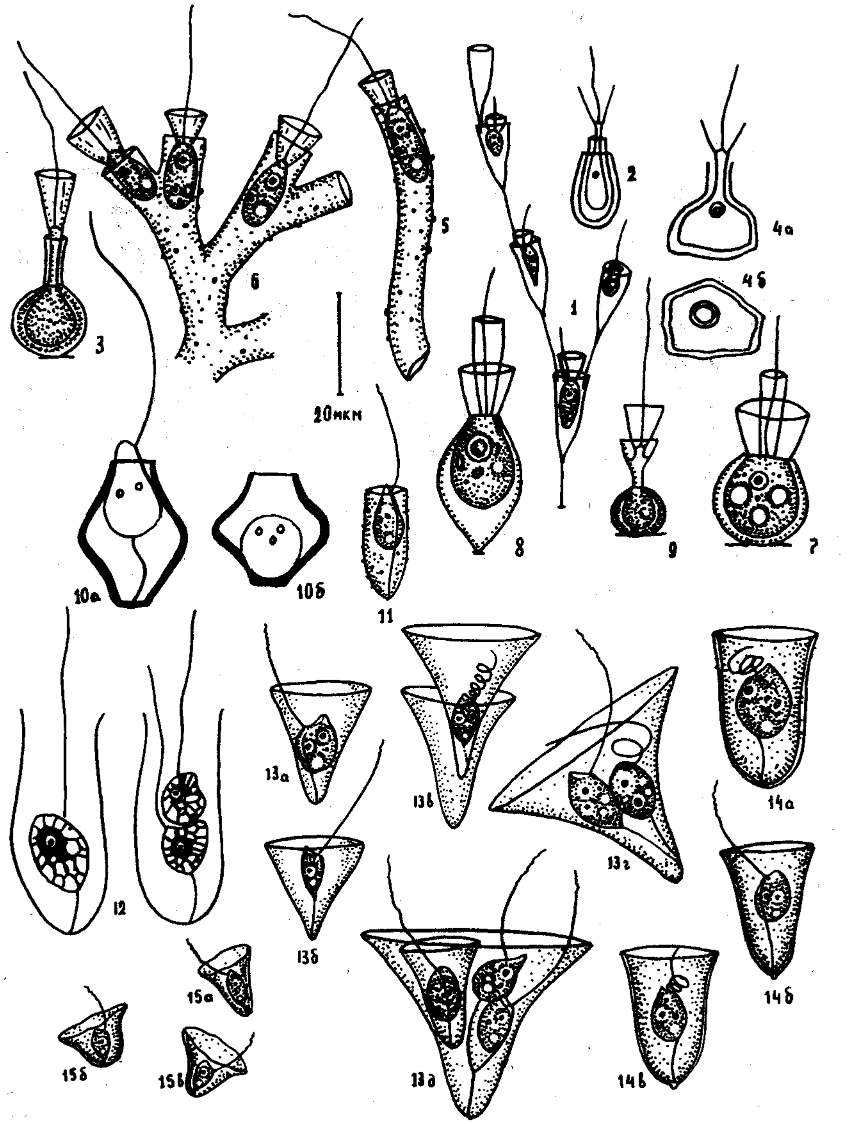
1 а, б — Sphaeroeca v olvox; *2 а, б* — Sph. globosa (по: Warwik, 1956); *3 а, б, в* — Sphaerodendron mirabilis; *4 а, б, в* — Cladospongia elegans (по: Bourrelly, 1968); *5 а* — Diplosiga socialis; *5 б* — D. socialis var. longicollis; *6* — D.francei (по: Lemmermann, 1914) *7* — Codonosigopsis robini (по: Skuja, 1956); *8* — C. socialis (по: Lemmermann, 1914); *9* — Salpingoeca serpettei; *10* — S. convolvulus (по: Skuja, 1939); *11* — S.oblonda; *12* — S.gracilis; *13* — S.clarki; *14* — S.balatonis (по: Lemmermann, 1914).

Таблица IV



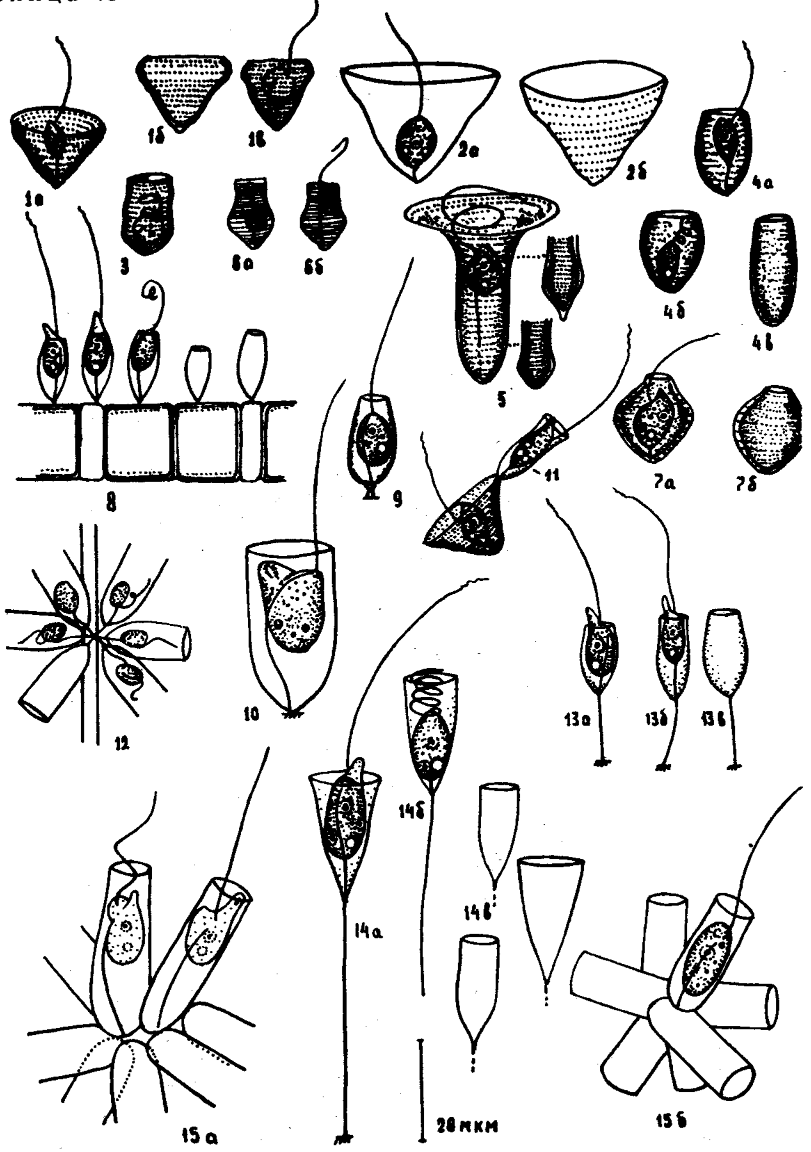
1 — S.ringens; *2* — S.urceolata; *3* — S.convallaria (по: Lemmermann, 1914); *4* — S.megahelia; *5* — S.pixidium; *6* — S.globulosa; *7* — S.minor; *8* — S.cylindrica; *9* — S.vaginicola; *10* — S.lefevrei (по: Starmach, 1968); *11* — S. amphora; *12* — S.napiformis (по: Lemmermann, 1914); *13* — S.amphoridium; *14* — S. brunea; *15* — S. minuta; *16* — S.urnula (по: Skuja, 1956); *17* — S.massarti (по: Saedeleer, 1927); *18* — S. schilleri; *19* — Lagenoeca poculiformis (по: Schiller, 1953); *20* — L.globulosa (по: Lemmermann, 1914); *21* — L. ovata (по: Lemmermann, 1914); *2* — L.obolata (по: Lemmermann, 1914); *23* — L.pacaudi (по: Bourrelly, 1968); *24* — L. torulosa; *25 а-в* — L. variabilis (по: Skuja, 1956); *26* — L.cuspidata (по: Lemmermann, 1914); *27 а-в* — L. ruttneri (по: Bourrelly, 1968).

Таблица V



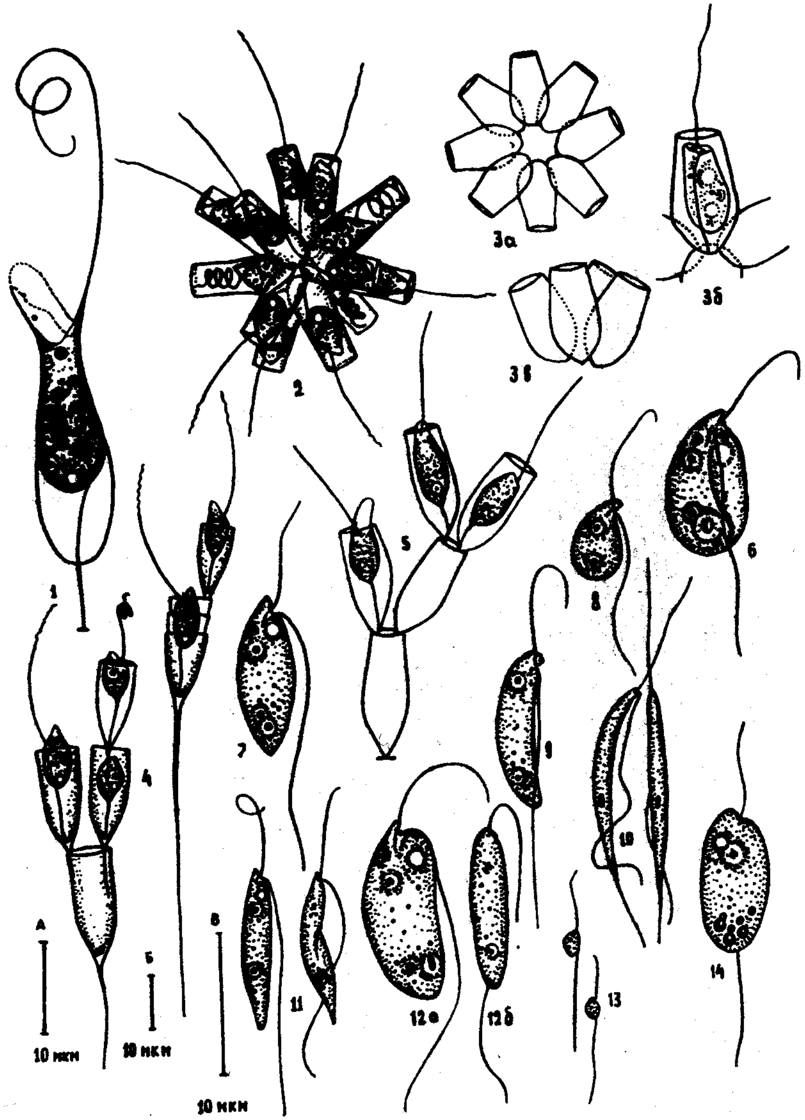
1 — Polyoeca dichotoma (по: Dunkerly, 1910); *2* — Diploeca placita (по: Ellis, 1930); *3* — D.flava; *4 а, б* — D. angulosa (по: Saedeleer, 1927); *5 б* — вид домик сверху; *5* — Aulomonas purdyi; *6* — Stelexomonas dichotomata; *7* — Diplosigopsis francei (по: Lemmermann, 1914); *8* — D. entzi (по: Francé, 1897); *9* — D. siderotheca (по: Skuja, 1948); *10 а-б* — Bicosoeca urceolata (по: Fott, 1941); *11* — B. cylindrica; *12* — B. pontica (по: Valkanov, 1970); *13 а-г* — B. crystallina (по: Skuja, 1956); *14 а-в* — B. campanulata (по: Skuja, 1956); *15 а-в* — B. paropsis (по: Skuja, 1956).

Таблица VI



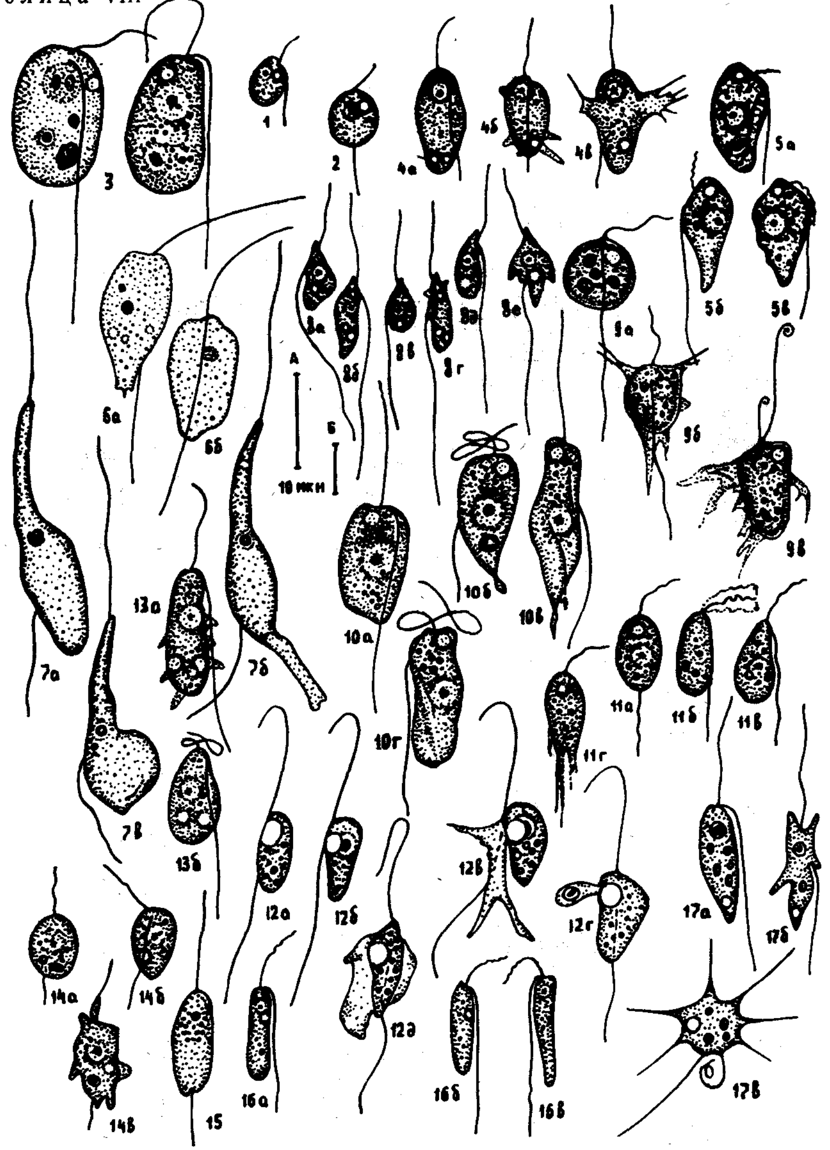
1 а-в — Bicosoeca planctonica; *2 а, б* — B.annulata (по: Laskey, 1939); *3* — B.fotti (по: Bourrelly, 1951); *4 а-в* — B. mitra (по: Skuja, 1956); *5* — B.tubiformis (по: Skuja, 1956); *6 а, б* — B. turrigera (по: Nygaard, 1949); *7 а, б* — B.depucquesiana (по: Skuja, 1956); *8* — B.lacustris (особи, сидящие на Melosira); *9* — B. ovata (по: Lemmermann, 1914); *10* — B.griessmani (по: Griessmann, 1914); *11* — B. synoica, сидящая на B. planctonica; *12* — B. mediterranea, особи, сидящие на нити Skeletonema (по: Pavillard, 1916); *13 а-в* — B.exilis; *14 а-в* — B. conica; *15 а, б* — B.stellata (по: Bourrelly, 1951).

Таблица VII



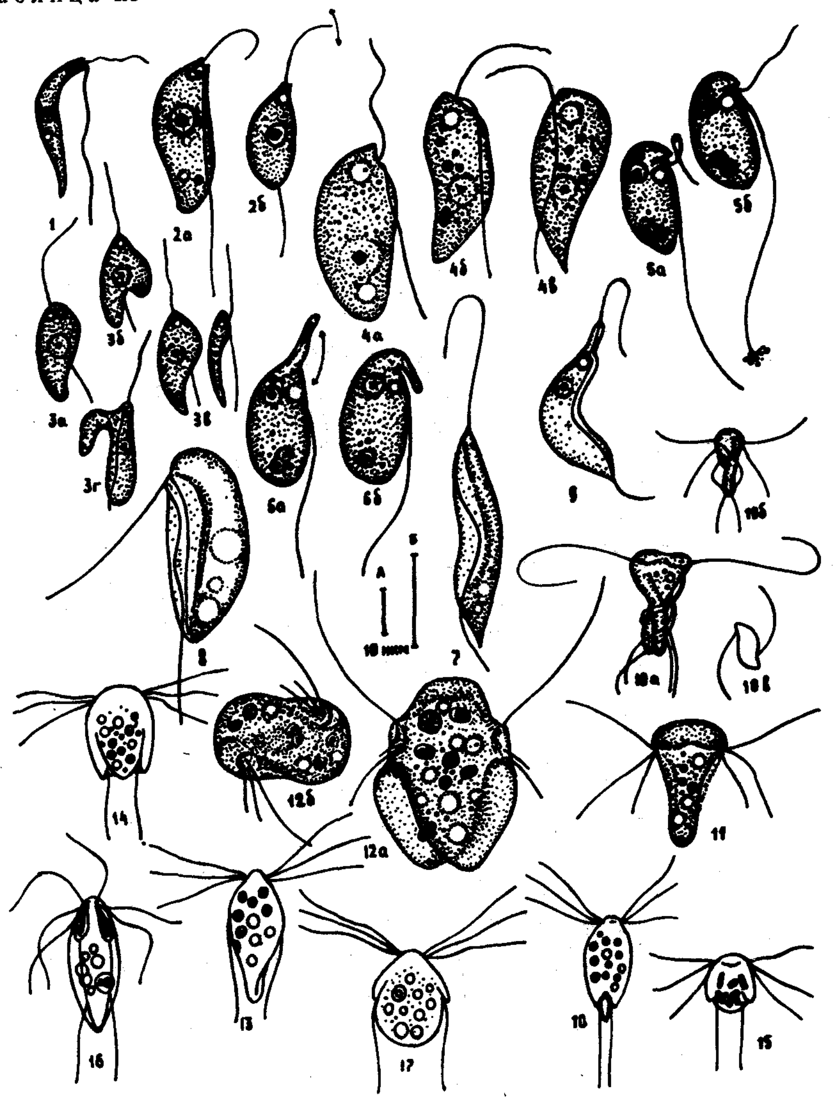
1 — Bicosoeca kepneri (по: Peynolds, 1927); *2* — B.socialis (по: Skuja, 1956); *3 а-в* — B.irregularis (по: Pascher, 1942); *4* — B. petiolata (по: Skuja, 1956); *5* — B. dinobryoidea (по: Pascher, 1942); *6* — Bodo edax; *7* — B. saltans; *8* — B. rostratus; *9* — B. curvifilis; *10* — B. falcatus; *11* — B.angustatus; *12 а,б* — B.caudatus; *12 б* — вид со спинной стороны; *13* — B. spora; *14* — B. repens. Размеры рис.1 соответствуют шкале В; рис. 2—5 — шкале Б; рис. 6—14 — шкале А.

Таблица VIII



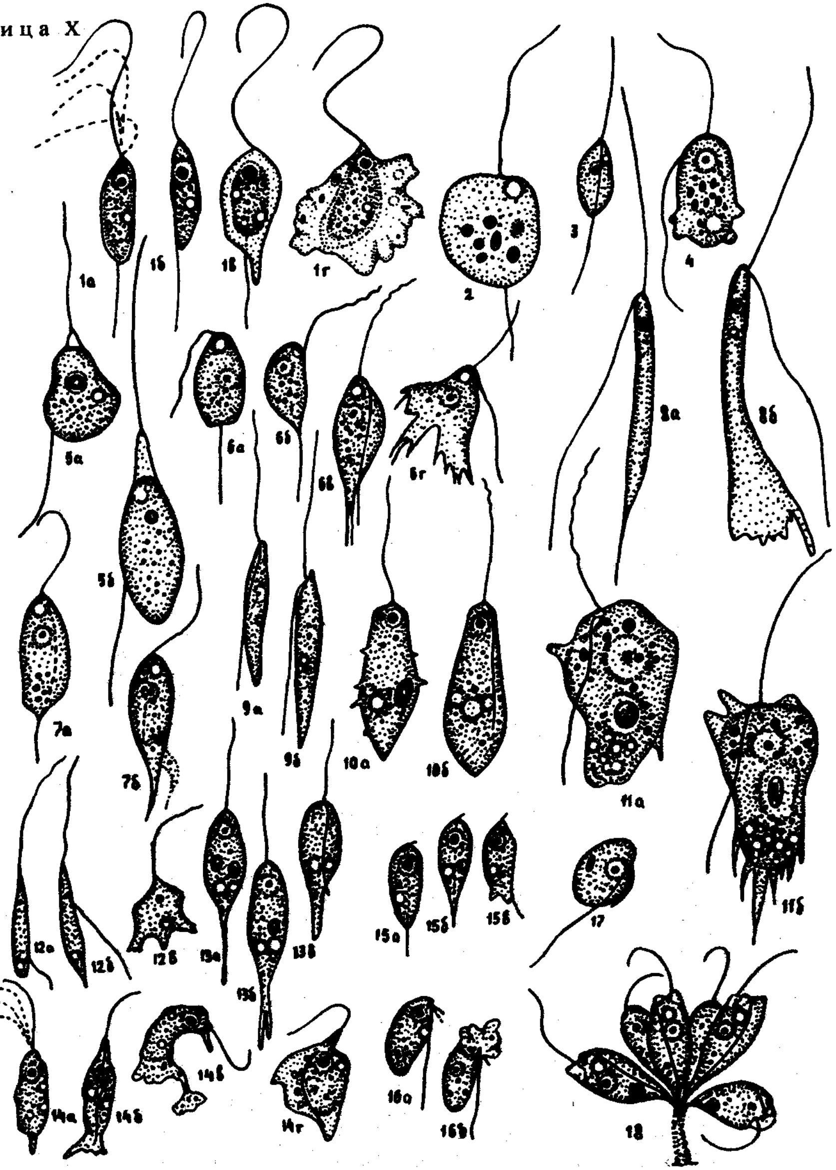
1 — Bodo minimus; 2 — B.globosus; *3* — B.ovatus; *4 а-в* — Cercomonas dactylopterus (по: Skuja, 1939); *5 а-в* — C.breviantennatus (по: Skuja, 1956); *6 а, б* — C.digitalis (по: Hänel, 1979); *7 а-в* — C.venticosus (по: Hamar. 1979); *8 а-е* — C.rhynchophorus (по: Skuja, 1939); *9 а-в* — C.dubius (по: Skuja, 1939); *10 а-г* — C.norrvicensis (по: Skuja, 1956); 11 а-г — C.levis (по: Skuja, 1939); *12 а-д* — C.plasmodialis (по: Мыльникову, 1985); *13 а, б* — C. pseudodactylopterus (по: Skuja, 1948); *14* а-в — C. onustus (по: Skuja, 1939); *15* — S. simplex (по: Lemmermann, 1910); *16 а-в* — C. angustus (по: Skuja, 1948); *17 а-в* — C.radiatus (по: Klebs, 1893). Размеры рис. 12 а-д соответствуют шкале А, остальные — шкале Б.

Таблица IX



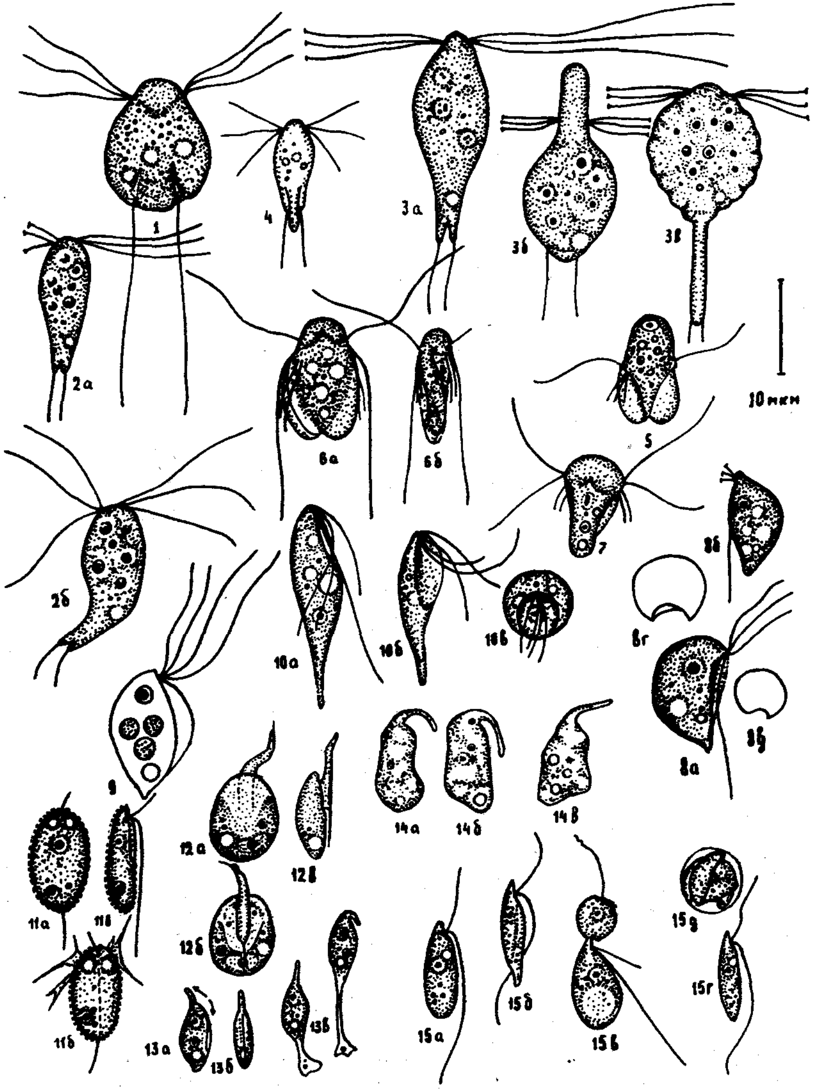
1 — Parabodo attenuatus (по: Skuja, 1948); *2 а,б* — P.nitrophilus (по: Skuja, 1948); *3 а-г* — P.sacculiferus (по: Skuja, 1939); *4 а-в* — P.saxonensis (по: Skuja, 1956); *5 а, б* — Pleuromonas jaculans; *6 а,б* — Rhynchomonas nasuta; *7* — Cryptobia libera (по: Ruinen, 1938); *8* — C.bialata (по: Ruinen, 1938); *9* — Dimastigella trypaniformis; *10 а-в* — Trigonomonas tortuosa (по: Skuja, 1956); *10* — профиль жгутиконосца с переднего конца; *11* — T.compressa (по: Skuja, 1956); *12 а, б* — T.inflata (по: Skuja, 1956); *12 б* — профиль жгутиконосца с переднего конца; *13* — Hexamita fusiformis; *14* — H.inflata; 15 — H.tremelloranis; *16* — H. fissa; *17* — H.pusilla; *18* — H.rostrata. Размеры рис. *10 б, в, 15* — соответствуют шкале А, остальные — шкале Б.

Таблица X



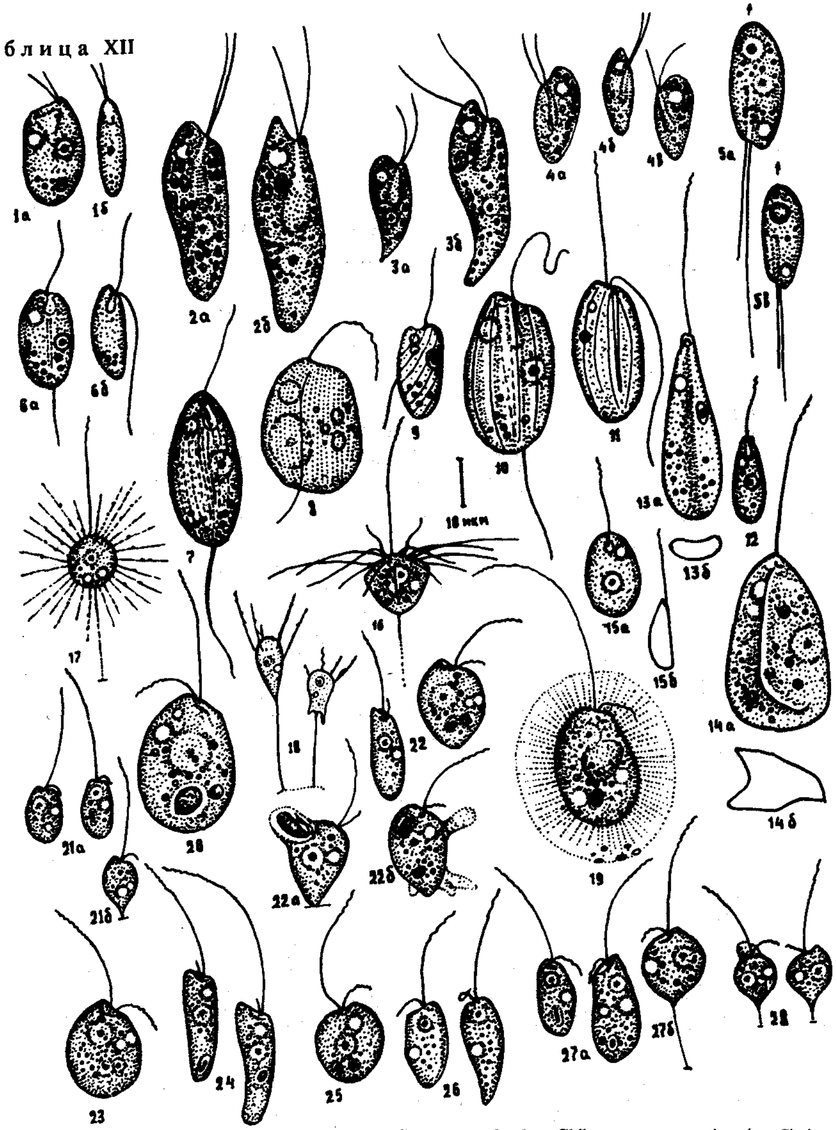
1 а-г — Cercomonas amoebinus (по: Мыльникову, 1985); *2* — C.ovatus (по: Klebs, 1893); *3* — C.bodo (по: Hänel, 1979); *4* — C.racodytos; *5 а, б* — C.lagoenaris (по: Hamar, 1979); *6 а-г* — C.varians (по: Skuja, 1948); *7 а, б* — C.crassicauda; *8 а, б* — C.robustus (по: Hamer, 1979); *9 а, б* — C.acutus (по: Skuja, 1948); *10 а, б* — C.pronucleatus (по: Skuja, 1948); *11 а,б* — C.pyriformis (по: Skuja, 1956); *12 а,б* — C.agilis (по: Lemmermann, 1914); *13 а, б* — C.longicauda (по: Skuja, 1939); *14 а-в* — C.minimus (по: Мыльникову, 1989); *15 а-в* — Heikesimastix faecicola; *16 а,б* — Bodomorpha reniformis; *17* — B.minuta (по: Hollande, 1942); *18* — Cephalothamnion cyclopum.

Таблица XI



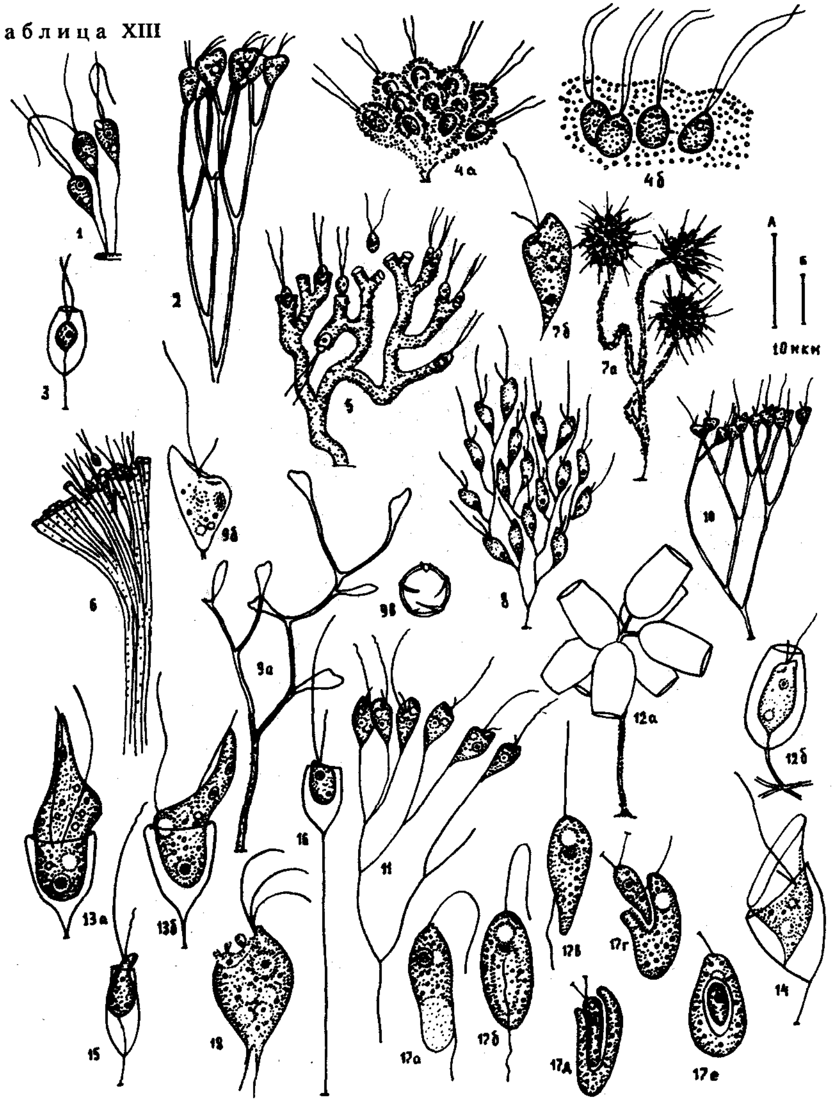
1 — Hexamita crassa (по: Skuja, 1956); *2 а,б* — H.furcata (по: Мыльникову, 1978); *3 а-в* — H.mutabilis (по: Мыльникову, 1978); *4* — H.caudata (по: Starmach, 1968); *5* — Trepomonas agilis (по: Klebs, 1893); *6 а, б* — T.rotans (по: Skuja, 1956); *7* — T.steini (по: Klebs, 1893); *8 а-г* — Tetramitus pyriformis (по: Skuja, 1956); *г*, д — контур тела при взгляде с апикальной стороны; *9* — T.sulcatus (по: Klebs, 1893); *10* — T.descissus Perty (по: Skuja, 1956); *11 а-в* — Traumatomonas lauterborni; *11б* — жгутиконосец с псевдоподиями, в — вид с боковой стороны; *12 а-в* — Apusomonas proboscidea, *б* — вид с брюшной стороны, *в* — вид сбоку; *13 а-в* — Amastigomonas caudata; *13 б — вид с брюшной стороны; 14* а-в — *A.debruynei (по:* De Saedeleer, 1931); *15 а-д* — Spiromonas angusta, в — особь, высасывающая жгутиконосца, *д* — циста.

Таблица XII



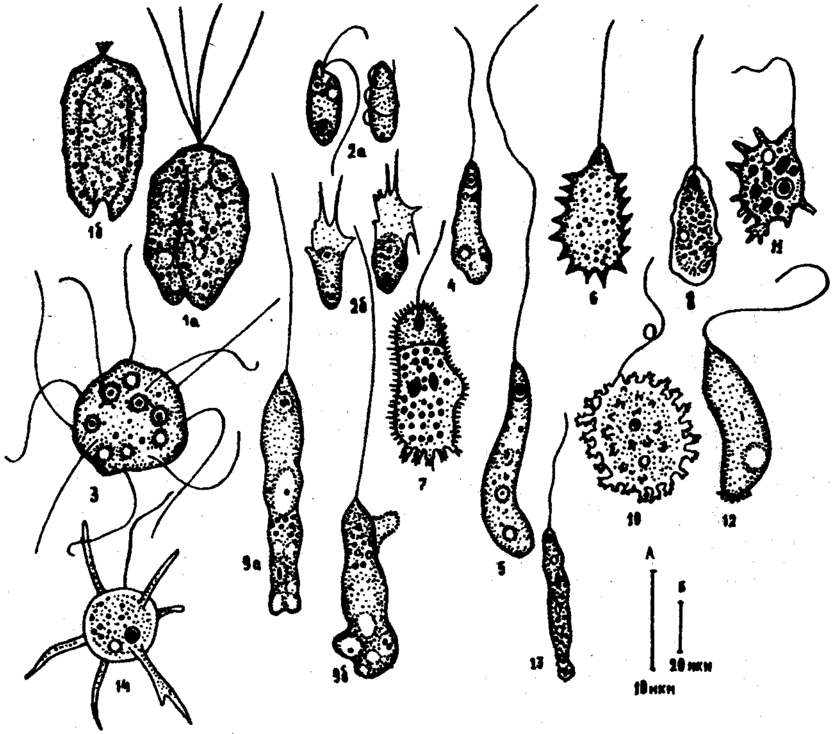
1 а, б — Cyathomonas truncata, *б* — вид со спинной стороны; *2а, б* — Chilomonas paramaecium (по: Skuja, 1956); *3 а,б* — Ch.acuta Sciller (по: Skuja, 1956); *4 а-в* — Ch.cryptomonadoides (по: Skuja, 1956); *5 а, б* — Katablepharis ovalis (по: Skuja, 1956); *6 а,б* — Anisonema ovale; *7* — A.acinus; *8* — A.strenum (по: Skuja, 1948); *9* — A.striatum (по: Klebs, 1893); *10* — Entosiphon sulcatus; *11* — E.ovatus (по: Stokes, 1888); *12* — Petalomonas pusilla; *13 а,б* — P.angusta (по: Klebs, 1893); *б* — профиль клетки с переднего конца, *14 а,б* — P.steini (по: Skuja, 1939); *б* — профиль клетки с переднего конца; *15 а,б* — Scytomonas pusilla, *б* — вид клетки сбоку; *16* — Pteridomonas pulex (по: Skuja, 1956); *17* — Actinomonas mirabilis; *18* — Stylomonas insidians (по: Korschikov, 1926); *19* — Spumella coronifera (по: Skuja, 1956); 20 — S.maior (по: Skuja, 1956); 21 а,б — S.neglecta (по: Skuja, 1956); *22 а,б* — S.chlorophaga (по: Skuja, 1956); *23* — S.vivipara (по: Skuja, 1956); *24* — S. cylindrica (по: Skuja, 1956); *25* — S.vulgaris; *26* — S.affinis (по: Skuja, 1948); *27 а, б* — S.mediovacuolata (по: Skuja, 1956); *28* — S.dinobryonis (по: Skuja, 1948).

Таблица XIII



1 — Amphimonas globosa (по: Doflein, 1929); 2 — Pseudodendromonas vlki (по: Bourrelly, 1968); *3* — Diplomitella socialis (по: Lackey, Bourrelly, 1968); *4 а,б* — Spongomonas uvella, *а* — (по: Lemmermann, 1910); *б* — фрагмент колонии (по: Bourrelly, 1968); *5* — Cladomonas fruticulosa (по: Lemmermann, 1910); *6* — *Rhipidodendrum splendidum (по: Lemmermann, 1910); фрагмент колонии;* 7 а,б — Anthophisa vegetans; *8* — Cladonema laxum (по: Kent, 1880); *9 а,б,в* — C.pauperum (по: Pascher, 1942); *б* — отдельная клетка; *в* — циста; *10* — Dendromonas virgaria; *11* — D.cryptostylis (по: Skuja, 1948); *12 а,б* — Codonobotrys physalis (по: Pascher, 1942); *13 а,б* — Histiona aroides (по: Мыльникову, 1984); *14* — Stenocodon epiplankton (по: Pascher, 1942); *15* — Stokosiella leptosoma (по: Lemmermann, 1910); *16* — S.longipes (по: Lemmermann, 1910); *17 а-е* — Colponema loxodes (по: Жуков и др., 1987); *б* — вид с брюшной стороны, *г* — особь, заглатывающая жгутиконосца; 18 — Chilomastix undulata (по: Skuja, 1956). Размеры рисунков *7 а, 9 б,в, 12 б, 13 а,б, 14, 18* соответствуют шкале А, остальные — шкале Б.

Таблица XIV



1 а,б — Collodictyon triciliatum (по: Skuja, 1956); *2 а,б* — Phyllomitus apiculatus, *б* — амебоидная стадия; *3* — Multicilia lacustris; *4* — Mastigamoeba invertens; *5* — *M.limax;* *6* — M.chlorelligera (по: Lackey, 1962); *7* — M.trichophora (по: Lemmermann, 1914); *8* — M.volutans (по: Lackey, 1932); *9 а,б* — M.torulosa (по: Skuja, 1956); *10* — M.ramulosa (*по:* Lemmermann, 1910); *11* — Mastigella polymastix (*по:* Lemmermann, 1914); *12* — M. commutans (по: Goldshmidt, 1907); *13* — M. polyvacuolata (по: Lemmermann, 1914); *14* — M.radiosa (по: Lackey, 1932).
Размеры рисунков 7, 11 — соответствуют шкале Б, остальные — шкале А.

V. НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ МЕТОДИКИ ОПРЕДЕЛЕНИЯ И УЧЕТА ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

Гетеротрофные жгутиконосцы — группа протистов, требующая при изучении применения своеобразных методик. Имея размеры в среднем от 5 до 20 мкм, то есть близкие к размерам некоторых бактерий и водорослей, они, однако, не могут быть учтены и определены с помощью методик используемых микробиологами и альгологами. Мелкие размеры, эластичность оболочки клетки, метаболия тела у некоторых форм и одновременно отсутствие пигментов (бесцветность) вызывают определенные трудности при определении и учете численности. Отчасти проще проводит определение форм имеющих домики, хотя у многих домики также могут быть бесцветными, без видимых в световом микроскопе структур. Следует также подчеркнуть чувствительность многих жгутиконосцев к различным фиксаторам. Большая часть жгутиконосцев, с простой клеточной мембраной, даже при очень строгом подборе фиксатора через некоторое время округляется, теряет жгутики или вообще лизирует. Требуется естественно определенный навык при работе со световой микроскопической техникой. Следует иметь в виду, что существуют и свои особенности при изучении жгутиконосцев в условиях экспедиций и при работе в лабораторных условиях. Так, например, в настоящее время в практике полевых работ приходится применять метод прямого микроскопирования неконцентрированных и нефиксированных проб. В стационарных, лабораторных условиях естественно расширяется возможность использования различных фиксаторов, дополнительных приемов для выделения и культивирования определенных видов с целью детального изучения их морфологии и биологии.

Необходимая микроскопическая техника

Для определения, учета численности и изучения особенностей биологии на уровне световой микроскопии достаточно использования обычных микроскопов на базе МБИ и «Биолам» с соответствующим

набором оптики, желательно с использованием фазового контраста. Для определения довольно крупных и обычных форм можно использовать объективы апохроматы с увеличением ×10 или ×20, при окулярах ×7 или ×10. Для выявления более тонких морфологических признаков нами в практике используются объективы водной иммерсии с увеличением ×40, ×70 или ×80. В лабораторных условиях возможно применять также объективы масляной иммерсии с увеличением ×40, ×60 и ×100. Дополнительные данные, в частности о ядре и других органеллах, можно также получить используя люминесцентный микроскоп. Уникальных материал по поведению и биологии дает использование микрокиносъемки.

Основные морфологические и поведенческие признаки (на уровне световой микроскопии), используемые при определении

Определение жгутиконосцев до вида в любом из таксонов значительно упрощается при знании особенностей строения хотя бы одного из его типичных представителей. Основными признаками можно считать следующие: форма и размеры тела (для колониальных — форма и размер колоний), положение и количество жгутиков, наличие оформленного ротового отверстия, специальных приспособлений для захвата пищи (псевдоподий, тентакул, пищевых бороздок). Расположение внутренних органелл, в частности ядра, сократительных вакуолей. Для ряда жгутиконосцев хорошим дополнительным признаком служит также характер поведения и питания.

Для представителей отдельных из вышеперечисленных отрядов существуют и свои дополнительные признаки. Так для отрядов Choanoflagellida, Bicosoecida и Chrysomonadida важным признаком служит форма и размеры домика, наличие или отстутствие у домиков дополнительных структур (исчерченность стенок и т. п.), окраска. В этих же отрядах широко представлены колониальные формы. В этом случае в качестве признаков видовой или родовой принадлежности могут служить как форма колоний, так и материал из которого они сформированы: из отдельных клеток соединенных стебельками или выростами, из скоплений домиков или на базе студнеподобного вещества. Одновременно надо учитывать также планктонные это виды или прикрепленные. Все представители воротничковых, бикозоецид и хризомонадид по сути или прекрепленные или типично планктонные виды. Представители же других отрядов (Kinetoplastida, Cercomonadida, Euglenida) в основном ползающие, реже плавающие или активно плавающие организмы (Diplomonadida, Spiromonadida), что так же служит дополнительным признаком. При определении амебоподобных жгутиконосцев из отряда Cercomodida может возникать затруднение при описании формы тела. Форма тела указанных жгутиконосцев определяется при их поступательном движении вперед. Отдельно форма тела отмечается при их остановке. Иногда трудно определить и описать форму тела у учень подвижных жгутиконосцев из отряда Diplomonadida. Форма тела этих жгутиконосцев действительно сложная, часто клетка имеет ребра, выступы и частично закручена вдоль продольной оси. Дополнительно к этому дипломонадиды имеют двойной набор органелл (включая и ядра). В данном случае необходимо использовать методики приводящие к обездвиживанию указанных жгутиконосцев (легка фиксация, заключение в агар или использование некоторых препаратов, например, новокаин, приводящих к замедлению движеня). Эти приемы могут быть использованы при начале знакомства с данной группой жгутиконосцев. При достаточном опыте работы они используются лишь в затруднительных случаях. При определении эвгленовых и криптомонад необходимо так же использовать дополнительные признаки, в частности особенности глотки, жгутикового резервуара, особенности покровов, т. к. они в отличие от других отрядов кроме унитарной мембраны имеют дополнительную пелликулу, иногда с определенным рисунком. Для определения некоторых родов используют и положение жгутиков, в частности при ползании по субстрату.

Выше упоминалось о том, что одним из признаков облегчающим определение может служить и характер питания. Например, большинство представителей воротничковых, бикозоецид и хризомонадид эти типичные седиментаторы, подгоняющие с помощью жгутиков пищу (бактерий). Представители же кинетопластид, церкомонадид и т. п. активные собиратели пищи с поверхности субстрата. Спиромонасы, как своеобразные хищники также могут быть легко идентифицированы при питании. Напав на жертву (другого жгутиконосца или инфузорию) они становятся неподвижными и высасывая ее раздуваются за счет образования в задней части клетки единой большой пищеварительной вакуоли. При определении некоторых видов помогает также знание их жизненного цикла. Примером могут служить представители отряда Thaumotomonadida. Здесь же следует отметить, что облегчает определение и знание индивидуальной изменчивости того или иного вида. Эти данные накапливаются в первую очередь при ведении лабораторных культур.

В данном изложении мы не касаемся признаков, выявляемых с помощью электронной микроскопии. Хотя следует отметить, что использование ультраструктурных данных оказывается необходимым при определении видов неясного или спорного систематического положения, при выделении новых таксонов, при разработке филогении и общей системы протистов.

Особенности работы в лабораторных условиях

В лабораторных условиях обычно проводится более тщательное изучение жгутиконосцев, включая микроскопирование проб из различных водоемов, определение видовой принадлежности, изучение особенностей морфологии, биологии и поведения. Объем и содержание лабораторных работ значительно расширяются при выделении отдельных видов в чистые культуры, что одновременно облегчает последующую работу не только в плане изучения морфологии и биологии на световом уровне, но и позволяет более эффективно изучать ультратонкое строение жгутиконосцев в электронном микроскопе.

Лабораторное микроскопирование проб возможно прямым способом, без фиксации в чашках Петри, на предметных стеклах, в висячих каплях, в плоскостенных капиллярах. Использование предметных стекол, куда обычно помещается капля воды, удобно когда численность организмов значительна, одновременно в микрослое воды (под покровным стеклом) удобней рассматривать тонкие морфологические особенности. В этом случае возможно использовать и самые сильные объективы, включая объективы масляной иммерсии. При относительно незначительной численности жгутиконосцев в пробе удобней использовать небольшие чашки Петри с более тонким стеклом, диаметром 6 см. В данном случае сразу расширяется поле просмотра и могут с успехом использоваться объективы не только слабой мощности, но и объективы водной иммерсии (объективы погружаются непосредственно в чашку Петри).

В лабораторных работах становится возможным изучение морфологии с помощью соответствующих фиксаторов, что в полезных условиях затруднительно. В небольших объемах воды (под покровным стеклом или в висячей капле), при микроскопическом контроле легче подобрать нужную концентрацию фиксатора. Наиболее часто в нашей практике используются такие фиксаторы как жидкость Люголя, метиловый синий на спиртовой основе, хлористная ртуть, формалин, т. е. обычные фиксаторы не требующие особых и сложных прописей при их изготовлении. Количество фиксатора на объем воды обычно определяется опытнм путем, при контроле хода фиксации жгутиконосцев под микроскопом.

Несомненно большой материал по особенностям структуры, биологии, отношениям к различным факторам среды дает использование культур жгутиконосцев. В обычных лабораторных условиях при определенном навыке становится вполне возможным выделение в культуру практически всех интересующих исследователя жгутиконосцев. Нами в обычной практике для выделения моно- и клональных культур используется стеклянная микропипетка укрепленная на шприце типа «Рекорд» с винтовой подачей на поршень, в свою очередь вся система смонтирована на микроманипуляторе ММ-1. Отлов отдельных

экземпляров производится под контролем микроскопа, а затем жгутиконосец пересаживается для размножения в препарат «висячая капля» или микрокамеру, а при успешном развитии уже возможен следующий пасмсаж в любу емкость (обычно в чашки Петри). Использование простых минеральных сред (среда Пратта) или автоклавированной воды с добавлением обычных органических веществ (молока) или бактериальной суспензии (Aerobacter) позволяет добиться культур разной и значительной (до 1 млн. экз/мл) плотности. Наличие «материала) в неограниченном количестве облегчает проведение последующих разноплановых работ, включая отработку методик по фиксации, изучению биологии, морфологии, изменчивости и т. п. Таким, довольно простым способом, возможно получить культуры почти всех аэробных жгутиконосцев, обитающих в мезосапробных водоемах с достаточным содержанием органических веществ и бактериальной массы, служащей для большинства из них основной пищей.

Своеобразные условия необходимы для культивирования анаэробных жгутиконосцев, в частности представителей отряда Diplomonadida. Эти жгутиконосцы в природных условиях успешно развиваются лишь в местах с дефициром кислорода, с повышенным содержанием сероводорода, часть из них — характерные представители полисапробной зоны и кислород является для них угнетающим фактором. Эти особенности дипломонадид требуют при их культивировании изоляции от доступа воздуха. В практике это возможно достичь при содержании жгутиконосцев в плотно закрытых пенициллиновых склянках.

Культивирование хищных жгутиконосцев (Spiromonas) требует наличие плотных культур с жертвой. В лабораторных условиях, например спиромонас хорошо развивается на культуре некоторых бодонид (Bodo caudatus, Pleuromonas Jaculans).

Методика сбора и обработки планктонных бентосных и перифитонных жгутиконосцев

Выше говорилось, что использование альгологических и микробиологических методик для сбора проб гетеротрофных жгутиконосцев, в частности планктона, затруднительно. Хотя действительно возникает соблазн сконцентрировать природную пробу, особенно в том случае, если жгутиконосцев в пробе относительно мало. Обычно концертрируют мелких гидробионтов, используя микропористые фильтры с вакуумным подсосом или центрифугирование. В первом случае возникает следующая дополнительная проблема. Мелкие размеры, эластичность клеточной мембраны и повышенная метаболия тела, характерная для многих форм гетеротрофных жгутиконосцев, позволяет им проникать через поры фильтра до 1 мкн и меньше. Налицо значительная потеря

мелких форм. Концентрация зоофлагеллат с помощью центрифугирования (3—5 тыс. об./мин.) в принципе возможна и используется при работе с чистыми культурами жгутиконосцев. В пробах же взятых из водоема, центрифугирование концентрирует все организмы и взвеси, что сильно затрудняет, а иногда делает и вообще невозможным определение (микроскопирование) и тем более количественный учет. Эти же проблемы существуют и при концентрации проб на фильтры. Концентрацию возможно все же проводить, предварительно отфильтровывая более крупные фракции взвесей и организмов, но следует иметь в виду, что значительная часть жгутиконосцев в том же планктоне — прикрепленные организмы, в частности эпибионты водорослей и других гидробионтов.

В практике полевых работ в настоящее время приходится применять метод прямого микроскопирования неконцетрированных и нефиксированных проб.

Сбор и обработка планктонных проб

Отбор проб обычно осуществляется батометрами, используемыми при работе альгологов и микробиологов. Затем проба разливается в чашки Петри так, чтобы воды тонким слоем (1—2 мм) покрывала все дно. При диаметре чашки 6 см в нее наливается 5 см^3 воды. Пробу удобней просматривать не сразу, а дать ей постоять в чашках 20—30 мин. За это время жгутиконосцы в большинстве перестают беспорядочно плавать, часть из них локализуется на дне чашки или рядом с ним, часть у поверхностной пленки воды, опускаются ко дну водоросли, на которых располагаются прикрепленные формы жгутиконосцев. Предварительное микроскопирование и определение возможно проводить с использованием слабых объективов. Для большей точности используются объективы водной иммерсии (×40, ×70 или ×80) погружаемые прямо в чашку. Следует помнить, что, поскольку пробы не фиксируются, обработки их должна проходить по возможности быстро. Так в летнее время, при температуре 18—20°, в замкнутом, сравнительно небольшом объеме воды через несколько часов некоторые виды могут исчезнуть, а другие значительно размножиться. Параллельно с определением жгутиконосцев непосредственно в отобранной пробе для более тщательного изучения их видового состава можно рекомендовать посевы части пробы на жидкие минеральные среды (Прата, Лозино-Лозинского и др.) с добавлением органического вещества и без него. Виды, вызывающие трудности при определении в экспедиционных условиях, регулярными пересевами могут сохраняться неопределенно долгое время. При значительной численности жгутиконосцев (в местах повышенного органического загрязнения, в очистных сооружениях) для определения видов можно использовать и небольшие объемы воды, помещая их на предметные стекла с покровным стеклом.

Сбор и обработка бентосных проб

Пробы бентоса с судов обычно удобно отбирать с помощью стратометра. Из мелких водоемов верхнюю часть грунта с наилком можно отбирать стеклянной трубкой. При использовании стратометра жидкость над монолитом поднятого грунта отсасывается, кроме нижнего слоя 1—2 см. Этот слой воды и разливается в чашки Петри для последующего просмотра. Следует помнить, что в бентосе присутствуют анаэробные формы жгутиконосцев часть из которых нѐ выносит контакта с воздухом и погибает. То есть при обычном просмотре пробы в открытой чашке Петри их можно не обнаружить. Для определения и учета этих форм часть проб переливается в наглухо закрытую склянку без пузыльков воздуха. В склянку можно добавить пентона (1 мг/мл). При содержании склянок при температуре примерно 20° уже на 2-ые сутки в них создаются бескислородные условия, что приводит к массовому развитию анаэробных жгутиконосцев. Их определение можно проводить в каплях под покровными стеклами. Исследуемую каплю можно изолировать от доступа воздуха слоем вазелина, промазав по краям покровное стекло. Аналогичные наблюдения удобно проводить и в препарате «висячая капля» на предметных стеклах с лункой.

Хороший результат при изучении бентосных жгутиконосцев можно получить также при использовании пелоскопов (многоканальных плоских капилляров). Помещенные в грунт вертикально они дают возможность следить за развитием тех или иных видов в определенном слое грунта. В плоских капиллярах удобно проводить и микроскопирование живых объектов, используя объективы разной мощности.

Сбор и обработка перифитонных проб

Практика работы с обрастаниями показала, что наиболее удобным способом для контроля за формированием и развитием микроперифитонных сообществ служит использование обычных предметных стекол закрепленных в специальных держателях. Использовать стекла можно и в природных условиях и в лабораторных экспериментах. Поселяющихся на стеклах гетеротрофных жгутиконосцев удобно микроскопировать. Кроме того серия стекол позволяет следить за ходом сукцессии микроперифитонного сообщества, за развитием и сменой определенных видов жгутиконосцев. Нужно добавить, что в перифитонных сообществах широко представлены не только типичные обрастатели,

но и виды тяготеющие к субстрату, в том числе бентосные и полуприкрепленные формы.

Дополнительный материал по перифитону и эпибионтам дает контроль за обрастанием планктонных водорослей, в первую очередь диатомовых водорослей.

ЛИТЕРАТУРА

Высоцкий А. В. *Mastigophora* и *Rhizopoda*, найденные в Вейсовом и Репном озерах. — Труды Общества естествоиспытателей природы при Харьковском ун-те, 1887. т.21, с. 119—140.

Гаевская И. С. Класс бесцветные *Zooflagellata*. — В кн: Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР. Л., 1977, с. 27—45.

Горячева Н. В., Жуков Б. Ф. Зоофлагеллаты соленых озер. В кн: Материалы II Всесоюзного съезда протозоологов. Киев, 1976., с. 39.

Горячева Н. В., Жуков Б. Ф., Мыльников А. П. Биология свободноживущих бодонид. — В кн: Биология и систематика низших организмов. Л., 1978, с. 29—50.

Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., 1975, 558 с.

Жуков Б. Ф. Биология пресноводных бесцветных жгутиконосцев подотряда *Bodonina* Holl. *(Prorozoa)*. Автореф. дис. канд. биол. наук. Ярославль, 1970, 18 с.

Жуков Б. Ф. Определитель бесцветных жгутиконосцев подотряда *Bodonina* Hollande. — В кн: Биология и продуктивность пресноводных организмов. Л., 1971, с. 241—284.

Жуков Б. Ф. О систематике зоофлагеллат (*Zoomastigophorea* Calkins, *Protozoa*). — Зоол. журн., 1974, Т. 53, вып. II, с. 1710—1712.

Жуков Б. Ф. К биологии пресноводных зоофлагеллат. — В кн: Антропогенные факторы в жизни водоемов. Л., 1975, с. 139—149.

Жуков Б. Ф. Определитель бесцветных жгутиконосцев отряда *Bicosoecida* Grassé et Deflandre (*Zoomastrigophorea*, *Protozoa*). — В кн: Биология и систематика низших организмов. Л., 1978, с. 3—28.

Жуков Б. Ф. Воротничковые жгутиконосцы внутренних водоемов. — В кн: Биология внутренних вод: Информ. бюлл. Л., 1981а, вып. 51, с. 15—19.

Жуков Б. Ф. Ультраструктура клетки и некоторые вопросы систематики свободноживущих флагеллат. — Зоол. журн., 1981б, т. 60, вып. 3, с, 341—347.

Жуков Б. Ф. К экологии зоофлагеллат: морские и пресноводные виды-двойники. — В кн: Современные проблемы протозоологии. Вильнюс, 1982, с. 128.

Жуков Б. Ф. Современные представления о системе свободноживущих кинетопластид (отряд *Kinetoplastida* Honigberg, 1964). — В кн: Современные проблемы протозоологии. Л., 1987, с. 8.

Жуков Б. Ф., Мыльников А. П., Моисеев Е. В. Новые и редкие виды зоофлагеллат в бассейне р. Волги. — В кн: Биология низших организмов. Рыбинск, 1978, с. 113—127.

Жуков Б. Ф., Мыльников А. П. Класс Животные жгутиконосцы. — В кн: Фауна аэротенков (атлас). Л., 1984, с. 82—106.

Жуков Б. Ф., Карпов С. А. Пресноводные воротничковые жгутиконосцы. Л., 1985, с. 120.

Жуков Б. Ф., Мыльников А. П. Новые и редкие виды бесцветных жгутиконосцев в фауне Европейской части СССР. — В кн: Фауна и биология пресноводных организмов. Л., 1987, с. 70—86.

Заварзин А. А. Основы частной цитологии и сравнительной гистологии многоклеточных животных., Л., 1976, 411 с.

Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л., 1968, 287 с.

Иванов А. В. Новое подтверждение теории И. И. Мечникова о происхождении многоклеточных животных. — Арх., анатомии, гистологии и эмбриологии. 1976, Т. 70, № 3, с. 53—57.

Камшилов М. М., Костяев В. Я., Лаптева Н. А. и др. Изучение деструкции фенола в модельных биоценозах. — В кн: Влияние фенола на гидробионтов. Л., 1973, с. 184—199.

Карпов С. А. Ультратонкое строение воротничкового жгутиконосца *Sphaeroeca volvox*, — Цитология, 1981, т. 23, № 9, с. 991—996.

Карпов С. А. Ультраструктура пресноводного воротничкового жгутиконосца *Monosiga ovata*. — Цитология, 1982а, т. 24, 14, с. 400—404.

Карпов С. А. Биология и ультраструктура воротничковых жгутиконосцев (сем. *Monosigidae*) Автореф. дис. канд. биол. наук, Л., 1982, 21 с.

Карпов С. А. Система протистов. Омск, 1990, 172 с.

Карпов С. А., Жуков Б. Ф. Ультратонкое строение *Plueromonas jaculans (Kinetoplastida, Zoomastigophorea)* — В кн: Простейшие активного ила. Л., 1983, с. 153—156.

Карпов С. А., Жуков Б. Ф. Ультратонкое строение бесцветного жгутиконосца *Apusomonas proboscidea*. — Цитология, 1984, Т. 26, № 8, с. 886—889.

Крылов М. В., Мыльников А. П. Новые таксоны в типе *Sporozoa*, *Spiromonadomorphina* subcl. n., *Spiromonadida* ord. n. — Паразитология, 1986, Т. 20, № 6, с. 425—430.

Моисеев Е. В. К изучению зоофлагеллат Черного моря. — В кн: Сезонные изменения Черноморского планктона. М., 1983, с. 100—112.

Мыльников А. П. Адаптация пресноводных зоофагеллат к повышенной солености. — В кн: Биология внутр. вод. Информ. бюлл. 1983, вып. 61, с. 21—24.

Мыльников А. П. Биология и ультраструктура амебоидных жгутиконосцев *Cereomonadida* ord. n. — Зоол. журн., 1986, Т. 65, вып. 5, с. 683—692.

Полянский Ю. И., Хейсин Е. М. Спорные вопросы построения системы простейших. — Зоол. журн., 1964, Т. 43, вып. 11, с. 1601—1609.

Тахтаджан А. Л. Четыре царства органического мира. — Природа, 1973, № 2, с. 22—23.

Хаусман К. Протозоология. М., 1988, 334 с.

Ширкина Н. И. Морфология и жизненный цикл *Thaumatomonas lauterborni* de Saedeleer (*Mastigophora* Diesing), — В кн: Новые и редкие виды в фауне Европейской части СССР. Л., 1987, с. 87—108.

Bourrelly P. Notes sur les Flagellés incdores. — Arch. Zool. exp. gen., 1951, v.88, p.73—84.

Bourrelly P. Recherches sux les Chrysophycees. — Rev. algol., Memoire, 1957, № 1, p. 1 — 142.

Bourrelly P. Les algues déau douce. T. II. Les Algues jaines et brunes. Paris, 1968, 438 p.

Brill B. Untersuchungen zur Ultrastructure der Choanocytes von *Ephygatia fluviatilis* L. — Zeitschr. Zellforsch., mikroskopische Anatomie, 1973. Bd. 144, s. 231—244.

Brugerolle G., Mignot J. P. Le complex Kinetoplaste-mitochondrie chez le genre Bodo (protiste flagelle) et son evolution au cours de l'ekystement. — Biol. cell., 1977, T. 29, № 1.

Brugerolle G., Lom J., Nohynkova E. et Joyon L. Comparaison et evolution des structure cellulaires chez plusiers espéses de Bodonidés et Cryptobiidé sappartenant aux genres *Bodo, Cryptobia* et *Trypanoplasma* (*Kinetoplastida, Mastigophora*) — Protistologica, 1979, T. 5, f. 2, p. 197—221.

Brugerolle G. Des trichocystes chez les *Bodonidés* un caractere phylogénétigne supplementaire entre *Kinetiplastida* et *Euglenida*. Protistologica, N. 21, p. 339—348.

Burzell L. A. Observation on the proboscis cytopharynx complex and flagella of *Rhynohomonas metabolita* Pschenin, 1964 (*Zoomastigophorea: Bodonidae*). — J. of Protozool, v. 20, s. 385—393.

Burzell L. A. Fine structure of *Bodo curvifilus* Griessmann (*Kinetoplastida: Bodonidae*). — J. Protozool., v. 22, s. 35—39.

Bütschli O. Beitrage zur kentniss der Flagellaten und einiger verwandten Organismen. — Zeitschr. wiss.Zool., 1878, Bd. 30, s. 205—281.

Calkins G. The biologie of the Protozoa. Philadelphia — New-York, 1926, p. 260.

Corliss J. O. Systematics of the Phylum Protozoa, in: Chemical zoology. New-York-London, 1967, v. 1, p. 1—8.

Dodge J. D. The fine structure of algal cells. London-New-York, 1973, p. 1—261.

Ellis W. N. Recent researches on the Choanoflagellata (*Craspedomonadines*). — Ann. Soc. R. Zool. Belg., 1930, v. 60, p. 49—88.

Eyden P. Morphology and ultrastructure of *Bodo designis* Skuja, 1948. — Protistologica, 1977, T. 13, f. 2, p. 169—179.

Finley H. Toleration of fresh-water Protozoa to increased salinity. — Ecology, v. 2, 337—346.

Fjerdingstad E. J. Ultrastructure of the collar Choanoflagellate *Codonosiga botrytis* (Ehrbg.) — Zeitscher. Zellforsch. mikroskopische Anatomie, 1961, Bd.54, s. 499—510.

Foissner W. and Foissner I. First of an ectoparasitis Flagellate on ciliates: an ultrastructural investigation of the morphology and the mode of attachment of *Spiromonas gonderi* nov. spec. (*Zoomastigophora, Spiromonadida*) invading the pellicle of ciliates of the genus *Colpoda* (*Ciliophora, Colpodidae* — Protistologica, v.29, p. 635—648.

Fott B. Algenkunde. Jena, 1959, 482 s.

Fott B. Aigenkunde. Jena, 1971, 588 s.

Grasse P. P., Poisson P., Tuzet O. Zoologie. I. Invertebrés. Paris. 1961, 390 p.

Grasse P. P., Deflandre G. Orde des Bicoecida. In: Traité de Zoologie. T. 1, Paris, 1952, p.509—601.

Grell K. G. Protozoology. Berlin, Heidelberg, New-York, 1973, 554 s.

Hargraves P. E. Choanoflagellates: Organisme on the Plante/ Animal Borderline. — Maritime, 1976, vol.20, № 34, p. 11—13.

Hibberd D. J. Observation on ultrastructure of the Choanoflagellate *Codonosiga botrytis* (Ehr.) Saville-Kent with special reference to the flagellar apparatus. — J. Cell. Sci., 1975,vol.17, p. 191—219.

Hillard D. K. Notes on the Occurence and Taxonomy of some planctonis *Chrysophytes* in an Alasken Lake. — Arch. Protistenk., 1971, Bd. 113, s. 92—112.

Hitschen E. The fine structure of the colonial Kinetoplastida Flagellate *Cephalothamnium cyclopum* Stein. — J. Protozool., 1974, vol. 21, p. 221—231.

Hollange A. Ordre des *Choanoflagellates* ou *Craspedomonadines*. — Jn. Treité de Zooloie., Paris, 1952, T. 1, p. 579—598.

Honigberg B. N., Balamuth W., Bowee E. C. et al. A Revised Classification of the Phylum Protozoa. — J. Protozool., 1964, vol.II, 1, p. 7—20.

Huber-Pestalozzi G. Chrysophyceen, Farblose Flagellaten, heterokonten. Jn. Das Phytoplankton des Süswassers. v. II, 1. Stuttgard, 1941, 300 pp.

James-Clark H. On the Spongiae ciliatae as infusoria flagellatae. — Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 1. 1868, v.4, p. 133—320.

Kent S. A Manual of the Infusoria. London, 1880—82, 701 pp.

Kivic P., Walne P. L. An evolution of a possibl relationchip between *Euglenophyta* and *Kinetoplastida*. — Origins of the Life, 1984, v.13, p. 269—288.

Kudo R. R. Protozoology. London, 1966, 512 pp.

Kristiansen J. Structure and occurence of *Bicosoeca crystallina*, with remarks on the Taxonomie position on the Bicosoecales. — J. Brit. phyycol., 1972, 7, p. 1—12.

Lackey J. B. Occurence and distribution of the marine Protozoa species the Woods Holl Area. — Biol. Bull., v. 70, 2, p. 264—278.

Lackey J. B. Some New Flagellates from the Woods Holl Area. — Ann. Midland Naturalist, 1940, v. 23, p. 463—471.

Lackey J. B. Morphology and biology of a species of *Protospongia*. — Trans. Amer, Microsc. Soc., 1959, v. 78, 2, p. 202—206.

Laval M. Ultrastructure et mode de nutrition de Choanoflagellide *Salpingoeca pelagica* sp. nov., comparaison avec les choanocytes des Spondiaires. — Protistologica, 1971, v. 7, 3, p. 325—336.

Lemmermann E. Algen I (Schizophyceen, Flagellaten, Peridinen). Leipzig, 1910, 712 s.

Lemmermann E. Flagellatae I. — Jn.: Die Süsswasser-flora Deutschlande, Osterreich und der Sweiz, Jena, 1914, H. 1, 925 s.

Levine N. D., Corliss J. O., Cox F. E. G., Deroux G. et all. A newly revised classification on the Protozoa. — J. of Protozool, v. 27, p. 32—58.

Lyons K. M. Evolutionary implication of collar cell ectoderm in a coral planula. — Nature, 1973, v. 245, p. 50—51.

Mignot J. P. Etudes ultrastructurales des *Bicoeca*, protistes flagellés. — Protistologica, 1974, v. 10, 4, s. 543—565.

Mignot J. P., Brugerolle G. Etudes ultrastructurale du flagelle phagotrophe *Colponema loxodes* Stein. — Protistologica, v. 11, p. 429—444.

Norris R. E. Neustonic marine Craspedomonadales (Choanoflagellates) from Washington and California. — J. Protozool., 1965, v. 12, 4, p. 589—602.

Oxley F. «*Protospongia pedicellata*» a new compound ifusorian. — Frans. Roy. Micr. Soc., 1884, v.2, p. 530—532.

Pascher A. Zur Klärung einiger gefärbter und farblosez Flagellaten und ihrer Einrichtungen zur Aufnahme animalischer Nahrung. — Arch. Protictenk., 1942, Bd. 9, 1, s.76—108.

Pitelka D. K. Electron-microscopis structure of Protozoa. New-York, 1963, 250 pp.

Ruinen J. Notizen über Salzflagellaten. — Arch. Protistenk, 1938, Bd. 90, Heft 2, s. 3—5.

Scagel R. F., Stein J. R. Marine Nannoplankton from a Britich Columbia Fiord. — Canad. J. Bot., 1961, v. 39, p. 1205—1213.

Scuja H. Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland Sweden: — Symb. Bot. Upsala, 1948, Bd. 9, 3, 386 pp.

Skuja H. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewasser. — Nov. Act. Soc. Sc. Upsal. Ser. 4, 1956, v. 16, 3, 404 pp.

Sladecek B. Ergebnisse der Limnology. — Arch. für Hydrobiol, 1973, H. 7, 215 pp.

Sleigh M. A. Flagellar movement of the sessile flagellates Actinomonas, Codonosiga, Monas and Poteriodendron. — Q. H. microsc, Sci., 1964, v. 105, p. 405—414.

Starmach K. *Chrysophyta* I: Chrysophyceae-Zlotowiciowce oraz wiciowce bezbarwne zooflagtllata wilnozgjace. Jn: Flora Slodkowodna Polski, Warszawa, 1980, v. 5, 775 pp.

Trondsen J. Planctonic choanoflagellates from North Atlantic waters. — Sarsia, 1974, v. 56, p. 95—122.

Valkanov A. Beitrag zur Kenntnis der Protozoen des Schwarzen Meers. — Zool. Anzeiger., 1970, Bd. 184, H. 3/4, s. 241—290.

Vickerman K. The diversity of the Kinetoplastid flagellates. — Jn: Biology of the *Kinetoplastida* v. 1, London, 1976, p. 1—34.

Vickerman K., Darbyshire J. K., Ogden C. G. *Apusomonas proboscidea* Alexeieff 1924 an unusnal plagotrephic flagellate from soil. — Arch. f. Protistenk, 1974, v. 116, p. 254—269.

Wilson R. A. Fine structure studies on the micracidium of *Fasciola hepatica*. — J. Parasitol., 1969, v. 55, p. 124—133.

Zhukov B. F. The diversity of bodonids. Jn: The biology of Freeliving Heterotrophic Flagellates. Oxford. 1991, sp.vol. 45, p. 177—184.

Борис Федорович Жуков

АТЛАС
ПРЕСНОВОДНЫХ ГЕТЕРОТРОФНЫХ ЖГУТИКОНОСЦЕВ

(биология, экология, систематика)

Утверждено к печати
Институтом биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Сдано в набор 29.06.93. Подписано в печать 13.12.93. Формат 60×84 1/16.
Печать офсетная. Гарнитура Тип Таймс. Усл. печ. л. 9,3. Усл. кр.-отт. 9,3.
Тираж 500. Заказ 67.

Рыбинский Дом печати
Министерства печати и информации Российской Федерации
152901, г. Рыбинск, ул. Чкалова, 8.